

## Tesis de Posgrado

# Comportamiento de la vicuña durante la temporada reproductiva

Vila, Bibiana Leonor

1990

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Vila, Bibiana Leonor. (1990). Comportamiento de la vicuña durante la temporada reproductiva. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.  
[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2348\\_Vila.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2348_Vila.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Vila, Bibiana Leonor. "Comportamiento de la vicuña durante la temporada reproductiva". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1990.  
[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2348\\_Vila.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2348_Vila.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

tesis  
2348  
ej. 2

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

COMPORTAMIENTO DE LA VICUÑA DURANTE LA TEMPORADA REPRODUCTIVA

BIBIANA LEONOR VILA

DIRECTOR: VIRGILIO ROIG

Tesis presentada para optar al Título de Dr. en Ciencias  
Biológicas

1990

- 2348 -  
ej. 2

PARTE 2: Clasificación y caracterización de las duplas madre-cría .....	99
Introducción .....	99
Objetivos .....	99
Métodos .....	100
Resultados y Discusión .....	100
Conclusiones .....	102
PARTE 3: Sincronía madre-cría en la vicuña .....	103
Introducción .....	103
Objetivos .....	104
Métodos .....	104
Resultados .....	105
Discusión .....	108
PARTE 4: El parto y las crías .....	110
El parto .....	110
Las crías .....	111
<b>CAPITULO NUEVE: CONCLUSIONES</b> .....	113
Introducción .....	114
Las hembras .....	115
Los machos .....	116
El sistema de apareamiento .....	118
El dimorfismo sexual .....	120
La vicuña y el éxito reproductivo .....	122
Perspectivas .....	124
<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	126

## CAPITULO 1

### INTRODUCCION TEORICA

#### EL ANALISIS DEL COMPORTAMIENTO DESDE EL PUNTO DE VISTA EVOLUTIVO

Selección natural y selección sexual

Sistemas de apareamiento

Organización social

## El análisis del comportamiento desde el punto de vista evolutivo

### CAUSAS PROXIMAS Y ULTIMAS DEL COMPORTAMIENTO

Frente a la existencia de determinados rasgos biológicos o conductas, se pueden realizar preguntas a distintos niveles: Existen preguntas en las cuales sus respuestas señalan mecanismos fisiológicos o de ontogenia individual. Estas son las preguntas del "cómo" o del nivel de causas próximas (Mayr 1961). También uno puede preguntarse acerca del "porqué" del rasgo biológico o sea sobre su causa última o historia evolutiva. Este nivel de análisis involucra el análisis de no sólo la historia filogenética o el origen del rasgo sino también el valor adaptativo o de supervivencia actual. La discriminación entre estos distintos tipos de explicaciones complementarias y no excluyentes es importante dado que evita controversias estériles que ya han ocurrido en el pasado, como la falsa disyuntiva "natura-nurtura" (Krebs y Davis 1981).

Un ejemplo es el análisis de las conductas de una hembra mamífero y su cría en el periodo del destete. Un fisiólogo puede explicar muchas de sus interacciones en términos de mecanismos hormonales, reflejos y motivacionales de la madre y de ontogenia y cambios en la fisiología digestiva de la cría. Un ecólogo del comportamiento o sociobiólogo explicará muchas de estas interacciones en función de parámetros ambientales y sociales que afectan al éxito reproductivo de la madre y de la cría.

Ambas explicaciones son válidas y complementarias y pueden explicar las causas por las cuales el destete ocurre en determinado momento, pero sólo la segunda clase de respuesta relaciona ese momento con el valor de supervivencia de la conducta.

### El programa adaptacionista: La selección natural

Cuando analizamos el valor adaptativo de una determinada conducta, hacemos referencia al resultado de la selección natural (Trivers 1985). Los conceptos básicos de la Teoría de la Selección Natural, publicados en el Origen de las Especies por Darwin en 1859 pueden resumirse en los siguientes: (a) Los individuos de una población difieren entre sí en morfología, fisiología y comportamiento (i.e., son variables); (b) algunas de estas variaciones son heredables; (c) los organismos tienen una gran capacidad de producir crías, pero ésta capacidad no es observable porque en las poblaciones naturales el número de individuos se mantiene más o menos constante; existe entonces una competencia por recursos escasos; (d) como resultado de esta competencia, algunas variables dejan más descendencia que otras; los descendientes heredan algunas características de sus padres y entonces el cambio evolutivo tiene lugar por selección natural; (e) como consecuencia de la selección natural los individuos se adaptan a su ambiente.

Actualmente, se define a la selección natural como "la supervivencia diferencial de los alelos alternativos". La selección actuaría sobre diferencias en la supervivencia y sobre el éxito reproductivo de los individuos o fenotipos y lo que cambia en la evolución es la frecuencia relativa de los alelos en la población (Williams 1966). Los factores que determinan cuáles fenotipos son los más ventajosos son ambientales y sociales, por lo tanto la consecuencia de la selección es un buen diseño y ajuste entre los seres vivos y su ambiente (adaptación). Estos ajustes son muchas veces sorprendentes y es importante tener en cuenta que su "fuerza creadora" se basa en las distintas frecuencias alélicas en distintas generaciones. Los animales están adaptados a maximizar la representación de su plasma germinal (alelos) en relación a los demás miembros de la misma población (Williams 1966). Esta maximización se logra a

partir de la propia descendencia ("darwinian fitness" o adecuación individual) sumada a la de todos aquellos descendientes de los individuos con los cuales se comparten genes, devaluados por el coeficiente de parentesco ("inclusive fitness" o adecuación inclusiva) (Hamilton 1964, 1970). Grafen (1984) especifica mejor estos conceptos y define la "adecuación inclusiva" como: "las crías de determinado individuo que no son producto de la ayuda de otros individuos, sumadas a las crías **extra** de los parientes que resultan de los comportamientos del individuo hacia ellos" (p. 69).

### Los comportamientos adaptativos

Para analizar el valor adaptativo de un determinado comportamiento se asume que éste tiene una base genética sobre la cual actúa la selección natural y se estudia su influencia sobre el éxito reproductivo del animal que lo realiza. O sea, se lo relaciona con la tasa de supervivencia, el ingreso de energía o el gasto energético. Toda conducta que aumente el éxito reproductivo, aumenta la frecuencia de los genes involucrados en la misma población. Pero el éxito reproductivo de un animal depende de muchas variables diferentes y es casi imposible determinar la importancia relativa, o las consecuencias reproductivas que tiene una determinada conducta o estrategia seguida por un animal (Wittenberger 1981).

Una manera indirecta de medir la relación entre los comportamientos y el éxito reproductivo es a través de análisis de costo-beneficio de las conductas. El **costo** es cualquier consecuencia de un comportamiento que decrece la tasa con la cual los alelos involucrados en el mismo se propagan en futuras generaciones. El **beneficio** es cualquier consecuencia de un comportamiento que aumenta esta tasa. Cuando un animal se comporta de determinada manera, su conducta tiene asociada una probabilidad de costo y otra probabilidad de beneficio, y lo que se analiza es la relación entre éstas, o sea, si el beneficio

supera al costo entonces esa conducta será adaptativa y si ello no ocurre tendrá una tendencia a desaparecer de la población. El programa adaptacionista asume que la selección natural opera generando diseños óptimos que maximizan la relación beneficio/costo sujeta a las restricciones de la historia filogenética y del ambiente propias de las especies (Krebs y McCleerly 1984).

Una suposición que se realiza cuando se trabaja en **poblaciones actuales** en este tipo de análisis es que los costos y beneficios asociados a la selección estabilizadora que opera en la población actual son similares a aquellos asociados a la selección direccional que originó la conducta. O sea, las conductas se originaron en función de ventajas que aún se mantienen en el equilibrio. (Wittenberger 1981).

### La selección sexual

A pesar de vivir en el mismo ambiente y de estar sometidos a las mismas presiones ambientales de selección, los machos y las hembras de poblaciones naturales (especialmente de mamíferos) pueden diferir en morfología y conducta (Clutton-Brock et al. 1982). Darwin (1871) da la primera explicación a este fenómeno, habla de la competencia de los machos por acceder a las hembras y explica los rasgos que caracterizan a los machos como las consecuencias evolutivas que aumentan las oportunidades para la lucha o incrementan la capacidad para atraer hembras. Darwin denomina a este proceso **selección sexual** y lo distingue de la selección natural en que "depende del éxito de ciertos individuos sobre otros del mismo sexo," a diferencia de la selección natural que depende del éxito de los individuos de los dos sexos en todas las edades en relación a las condiciones generales de vida. Muchos años después de las formulaciones de Darwin, se genera un cuerpo teórico muy interesante para el análisis de la competencia intrasexual. Según Trivers (1974),



para entender a la selección sexual debemos analizar cómo difieren los sexos en relación con la conducta reproductiva.

Bateman (1948), utilizando marcadores genéticos en moscas del género *Drosophila*, realizó experimentos asociados con el éxito reproductivo de los dos sexos. Los resultados se pueden resumir en: (a) los machos tuvieron mayor variación en el éxito reproductivo que las hembras y (b) La frecuencia de cópulas (luego de la primera) no tuvo efecto en el éxito reproductivo de las hembras pero sí en el de los machos. Bateman explica este resultado en función de los costos energéticos diferenciales implicados en la producción de las células sexuales femeninas y masculinas: los óvulos son mucho más costosos que los espermatozoides. Esta diferencia permite al sexo que invierte menos (i.e., los machos) monopolizar hembras, y convierte a éstas en un recurso escaso por el cual competir.

En los vertebrados en general, los sexos difieren principalmente en cuatro aspectos (Trivers 1974):

- a) La inversión parental relativa.
- b) El grado de selección intrasexual.
- c) El grado de elección de pareja.
- d) Los parámetros de historia de vida.

**La inversión parental relativa:** La inversión parental es definida por Trivers (1972) como "La inversión que un padre realiza en una cría individual de tal manera que incrementa el valor reproductivo de la misma a expensas de la habilidad para invertir en crías futuras". En mamíferos las hembras realizan la mayor inversión parental ya que gestan, amamantan y protegen a sus crías. Los costos de la lactación son muy altos (Pond 1977). En cambio, los machos generalmente sólo invierten en las gametas.

**El grado de selección intrasexual:** Dada la diferente inversión energética en cada cría que realizan los machos y las hembras, se genera la posibilidad para los machos de monopolizar hembras. Por lo tanto, éstos compiten entre sí por acceso a éstas (competencia intrasexual).

**El grado de elección de parejas:** Las hembras invierten más en las crías que lo que lo hacen los machos y el costo de gestar y

amamantar es similar para la madre independientemente de la calidad genética del padre. Por otra parte el valor de supervivencia de la cría depende en parte de caracteres heredados del padre. Por lo tanto la selección de pareja que las hembras realizan no es aleatoria y las hembras más adaptativas serían aquellas que seleccionaran a su pareja. En cambio los machos tienden a copular con la mayor cantidad de hembras posibles.

**Los parámetros de historia de vida:** Existen patrones diferenciales de la edad a la cual se llega a la madurez sexual y del momento en el cual los animales tienen posibilidades de aparearse en función del sexo. También existen diferencias entre sexos respecto a la edad de muerte.

Estas diferencias entre los sexos generan estrategias distintas para aumentar el éxito reproductivo. Frecuentemente se asume que todos los caracteres que directamente afectan a la reproducción se pueden atribuir a la selección sexual, incluyendo a aquellos que facilitan la cópula, la fertilización y el cuidado de las crías (Selander 1972). Fue Trivers (1972) quien relacionó inequívocamente a la inversión parental con la selección sexual: el sexo que invierte más (generalmente las hembras) se convierte en un recurso escaso por el cual compiten los individuos del otro sexo (generalmente los machos).

### Sistemas de apareamiento

Los machos de mamíferos tienden a monopolizar hembras y no permitir que otros machos se acerquen a éstas, utilizando estrategias que incluyen la defensa de un territorio y/o las relaciones de dominancia. Estas estrategias dependen de factores intrínsecos o de historia evolutiva y de factores ambientales (como la disponibilidad de alimento y agua), el contexto social, el ambiente físico donde se ubica la población y la densidad.

El **Sistema de apareamiento** de una población queda definido por la estrategia comportamental principal utilizada para

obtener pareja (Emlen y Oring 1977). La teoría de los sistemas de apareamiento se basa en el conocimiento de los mecanismos de selección sexual sumados al conocimiento ecológico de los recursos de relevancia biológica para la población que se analiza. La **intensidad** de la selección sexual es función de la habilidad de una parte de la población de controlar el acceso de la otra parte al apareamiento. Esta habilidad puede ser directa, o sea, mediante la exclusión agresiva de los miembros del mismo sexo, o indirecta controlando algún recurso que es muy importante para la atracción de parejas. Cuanto mayor es el grado de monopolización, mayor es la varianza en la reproducción y en la selección sexual, pero este grado está limitado por el ambiente, dado que los recursos (tanto hembras como comida o agua) deben ser económicamente defendibles. Esto significa que deben presentarse espacial y temporalmente de manera tal que el beneficio de la defensa sea mayor que el costo de realizarla.

Cuando los recursos se encuentran uniformemente distribuidos en el espacio es más difícil y anti-económico defenderlos que si están agrupados: por lo tanto la territorialidad es más común en este último caso. Si la distribución temporal de las hembras receptivas es demasiado breve o demasiado duradera, las posibilidades de monopolizarlas disminuyen. En el primer caso, porque el macho no puede aparearse con todas las hembras en un pequeño lapso de tiempo, mientras que en el segundo caso porque muy costoso defender un grupo de hembras durante demasiado tiempo. Emlen y Oring (1977) relacionan la selección sexual y el ambiente, y clasifican las estrategias o sistemas de apareamiento posibles en aves y mamíferos. En el caso de la poliginia, típica de mamíferos, determinan dos clases principales: (a) **poliginia de defensa de hembras (harén)**, donde los machos controlan directamente el acceso a las hembras en función de la tendencia de las hembras al gregarismo. (b) **poliginia de defensa de recursos**, donde los machos controlan el acceso a las hembras indirectamente monopolizando recursos críticos que éstas necesitan.

### Sistemas de apareamiento en ungulados

La organización social de los ungulados en la época reproductiva depende de ciertos factores ecológicos y especie-específicos (Gosling 1986). Uno de los factores ambientales más importantes que afectan el momento y el tipo de estrategia para la reproducción son los patrones espaciales y estacionales de disposición del alimento, que en muchas especies (como las de antílopes africanos) están a su vez determinados por la temporada de lluvias. De los factores especie-específicos, los más importantes son: (1) el tamaño de los individuos, que determina sus necesidades nutricionales y (2) la sincronicidad en la receptividad sexual de las hembras (Gosling 1986).

Las hembras de ungulados tienden a agruparse para evitar la predación de sus crías y para aumentar la eficiencia en el forrajeo, mientras que los machos tienden a monopolizar la mayor cantidad de hembras receptivas posibles. (Gosling 1969, Estes 1974). Las estrategias de los machos se pueden dividir en dos tipos principales: (a) machos que siguen hembras (puede involucrar la formación de harenes) y (b) machos que esperan hembras (puede involucrar la defensa de un territorio o la formación de leks) (Gosling 1986).

Si las hembras deben moverse por grandes áreas para cubrir sus requerimientos nutricionales y además la distribución espacial y temporal de los recursos que éstas necesitan no es predecible, entonces la probabilidad de encontrar una hembra en estro en un área es muy baja. En este caso la mejor estrategia para los machos es seguir a las hembras y establecer relaciones de dominancia con otros machos (Gosling 1986). Ejemplos de esta estrategia es el sistema de apareamiento del antílope roano (Hipotragus equinus) el cual habita un ambiente muy árido, con una pastura pobre y gran escasez de agua; las hembras forman grupos numerosos que se mueven grandes distancias buscando alimento y los machos las siguen (Hofmann 1973). Otro ejemplo es el del "eland" (Taurotragus oryx), ungulados de gran porte cuyas hembras también se desplazan para alimentarse y los machos establecen "zonas de dominancia".

Si las rutas de las hembras son predecibles, o si los recursos se encuentran agrupados de tal manera que pueden ser económicamente defendidos por los machos, y si además existe cierto grado de sincronicidad en el estro de las hembras, entonces la estrategia principal de los machos será la de "esperar" a estas hembras en una zona con recursos que defiende (poliginia de defensa de recursos) (Gosling 1986). En general, los machos no modifican las rutas de alimentación de las hembras, aunque pueden intentar retenerlas. En estos casos, Las estrategias territoriales son muy variadas y se pueden encontrar ejemplos que forman un continuo entre (1) la defensa de áreas de concentración del recurso muy ricas que **atraen gran cantidad** de hembras y donde el macho aumenta su éxito reproductivo copulando con la mayor cantidad de hembras posibles en una temporada y (2) la defensa de un área con alimento para varias temporadas donde **residen pocas** hembras y donde el macho aumenta su éxito reproductivo (a) aumentando el tiempo que pasa con estas hembras, lo que incrementa la probabilidad de aparearse con las hembras cuando son más receptivas, y (b) manteniendo a las hembras varias temporadas reproductivas.

La **territorialidad**, en la que el macho defiende recursos durante la época reproductiva, es el sistema de apareamiento típico de los antílopes; la mayoría de los autores sólo han visto aparearse al macho territorial (ver Gosling 1986).

Un caso extremo de la estabilidad del macho con las hembras durante varias temporadas es el que ocurre en los pequeños antílopes monogámicos, donde el éxito reproductivo del macho depende de las crías de una única hembra, dado que por requerimientos ecológicos no puede defender recursos para sostener más hembras (Orians 1969).

Un sistema de apareamiento que no está relacionado directamente con los requerimientos energéticos de las hembras es el lek, que también ocurre en ungulados. El lek es un sistema en el cual los machos se congregan y defienden pequeños territorios en zonas abiertas que atraen gran cantidad de hembras receptivas. Se cree que evolucionó a partir de evitar la predación, dado que los animales son menos predados en los lugares abiertos (Gosling 1986).

**RESUMIENDO:** Los machos de mamífero (el sexo que invierte menos en la reproducción) aumentan su éxito reproductivo monopolizando hembras (siempre que sean económicamente defendibles en función de factores ambientales o poblacionales). Esto genera una competencia con otros machos por las hembras (selección intrasexual), que puede ser directa (harén) o indirecta (poliginia de defensa de recursos). La consecuencia de estas estrategias es que la varianza en el número de crías de los machos es muy considerable.

Las hembras invierten gran parte de su esfuerzo reproductivo total en cada cría (realizan mucha mayor inversión parental que los machos) y su éxito reproductivo está determinado por la elección del macho y por su habilidad para adquirir recursos nutricionales y transferirlos a la progenie. Esto genera una competencia entre hembras por la utilización de los recursos alimenticios.

### La Ecología comportamental

La noción de optimización y la búsqueda de comportamientos y estrategias adaptativas son los aportes más importantes a las ciencias del comportamiento animal realizados en los últimos años. Estas ideas nacieron en la década del 60 con las teorías de H.D. Hamilton, G.C. Williams y J. Maynard-Smith y produjeron una explosión de trabajos y teorías en los 70. Las tres ideas básicas son (Le Boeuf 1978):

- a) La selección opera a nivel individual
- b) Los individuos pueden aumentar su éxito reproductivo con acciones que involucren a sus parientes
- c) La selección sexual es gobernada por la inversión desigual de los progenitores en las crías.

Estas ideas y los aspectos que relacionan la función del comportamiento con variables ambientales forman parte de esta

"nueva manera de de interpretar el comportamiento animal" que recibe las distintas denominaciones: **Ecología Comportamental** (y también etoecología o ecoetología) (Krebs y Davis 1978); **Socioecología** (Crook 1970, Franklin 1983), **Sociobiología** (Wilson 1975) o **Evolución Social** (Trivers 1974) dependiendo del hincapié puesto en el valor adaptativo del propio sistema social o en el valor adaptativo de la relación sistema social-variables ecológicas. Franklin (1983) define la socioecología como: "El estudio de la organización social y el comportamiento social en relación al ambiente".

### La descripción de un sistema social

Cuando se estudian las sociedades de mamíferos, se intenta entender cómo a través de la evolución las características de la especie (intrínsecas) y el ambiente (extrínsecas) han interactuado de manera tal de generar el sistema social actual (Crook et al 1976). Este sistema habría surgido porque provee un contexto óptimo donde los individuos que lo forman realizan sus funciones vitales.

Los términos sistema social, organización social y estructura social muchas veces son utilizados sinonímicamente.

Bekoff y Wells (1986) utilizan el concepto de **estructura social** como "las relaciones espaciales y de composición de grupos" (tamaño, edad, sexo y relaciones genéticas entre los individuos). Por su parte, Crook et al. (1976) incluyen en esta definición los patrones de dispersión de poblaciones. La **organización social** es definida como la estructura social sumada a las interacciones entre individuos que forman esta estructura (Bekoff y Wells 1986, Berger 1988). Estas interacciones individuales son utilizadas como un carácter fenotípico más sobre el cual actuaría la selección (Eisenberg 1981).

El **sistema social** es para Berger (1988) un subconjunto de la organización social ya que involucra los patrones de

espaciamiento intraespecíficos, el uso diario del ambiente, el área de acción ("home range"), los parámetros demográficos, la distribución de recursos, las estrategias agresivas de machos y hembras, la agrupación de hembras y las características del apareamiento y crianza. La organización social es el conjunto de parámetros involucrados en el sistema social, sumados a los eventos de interacción entre poblaciones, o sea, la explotación de recursos o estrategias de forrajeo. Sin embargo, para otros autores como Franklin (1978), la organización social y el sistema social son sinónimos.

En lo que sí coinciden todos los autores es en el carácter "flexible" de la organización o el sistema social, ya que puede modificarse con la estación del año, la densidad poblacional, el sustrato físico, la oferta alimentaria, la cercanía de otras especies y la topografía.

En este trabajo se considera la **estructura social** como las relaciones espaciales y de composición de grupos, mientras que se define a la **organización social** como la estructura social junto con las interacciones entre individuos. Se llama **sistema social** al conjunto de estrategias individuales que forman parte de la organización social, y su relación con el ambiente y de las características especie-específicas.

Con fines operacionales el sistema social puede ser dividido en sub-sistemas (Crook et al. 1976) para identificar aquellas variables que son relevantes en las distintas funciones vitales. Hay que tener claro que los individuos comportándose en la naturaleza operan varios de estos sub-sistemas simultáneamente.

- a) **Sub-sistema apareamiento:** se describe relacionando el grado de poliginia (número de hembras por macho), la duración del vínculo hembra-macho y su estabilidad.
- b) **Sub-sistema crianza:** Se describe analizando la dupla madre-cría y la relación de los machos con las crías.
- c) **Sub-sistema de explotación de recursos y evitación de la predación:** Se describe en términos de tamaño de grupo, estabilidad del grupo, utilización del ambiente y uso exclusivo de una zona (territorialidad).



### Descripción de esta tesis

**OBJETIVOS GENERALES:** (a) Describir la organización social durante la temporada reproductiva de la Vicuña (Vicugna vicugna) en Abrapampa (Provincia de Jujuy) y (b) Analizar el valor adaptativo de su comportamiento reproductivo.

Esta tesis consta de tres capítulos iniciales donde se presentan temas teóricos, se describe a la especie y se presentan los métodos. Luego hay cuatro capítulos de resultados originales cuya forma es la siguiente: una introducción específica, métodos, resultados y conclusiones. El capítulo 9 es la discusión de la tesis en forma global. La siguiente es una enumeración de los contenidos de los capítulos:

**Capítulo uno: Introducción.** Se presentan y describen conceptos de la ecología comportamental moderna.

**Capítulo dos: La Vicuña.** Se hace una descripción de la especie con la que se realizó la investigación. Esta descripción involucra aspectos de la ubicación taxonómica, la historia evolutiva, el ambiente, las adaptaciones morfológicas y fisiológicas, la ecología, el comportamiento y la relación con el hombre.

**Capítulo tres: Métodos.** Se describen el área de estudio, las técnicas de muestreo del comportamiento, la duración y los períodos de campañas, los comportamientos registrados, las definiciones de estructura social utilizadas, el instrumental y otros materiales.

**Capítulo cuatro: Estructura social.** Incluye los siguientes contenidos: (1) familia media, tropas de solteros, relación de sexos; (2) distancias interindividuales en función del grupo

social, sexo, edad y conducta propia y de los demás miembros del grupo; (3) uso de bosteaderos; (4) territorialidad.

**Capítulo cinco: Ritmos diarios de actividades.** Se comparan las frecuencias relativas de las actividades entre meses y en función de la hora del día y de variables ambientales y climáticas (temperatura, humedad, cercanía al agua).

**Capítulo seis: Asignación de tiempo a distintas actividades.** Se analiza la relación entre la distribución del tiempo que realizan los individuos y la edad y sexo. En los machos, se relacionan el número de hembras y crías con la frecuencia de las conductas.

**Capítulo siete: La agresión.** Se describe la agresión en función del nivel y la frecuencia y se la relaciona con el sexo, edad y pertenencia social de los individuos involucrados en la misma (iniciadores y receptores). Finalización de la agresión y ejemplos particulares. Se describe la relación entre la agresión y la posesión de un territorio con hembras.

**Capítulo ocho: La relación materno-filial.** Parte 1: **El conflicto materno-filial:** Se describen las interacciones de las duplas madre-cría en función de la edad de la cría (en semanas durante el primer mes) y del manejo. Parte 2: **Clasificación y caracterización de las duplas madre-cría:** Análisis de cluster y componentes principales de los registros de la parte 1. Parte 3: **Sincronía madre-cría:** Se estudia la relación entre la conducta de la madre, su cría y la distancia entre ambas. Clasificación de la vicuña en los tipos seguidor u oculto de ungulados. Parte 4: **El parto y algunos datos de crías:** Descripción de un parto y de ritmos de comportamiento y juego en las crías.

**Capítulo nueve: Discusión y conclusiones.** Se discute la relación entre los resultados expuestos en esta tesis y el éxito reproductivo de machos y hembras. El sistema de apareamiento y la carencia de dimorfismo sexual. Perspectivas.

## CAPITULO DOS

### LA VICUÑA

(Vicugna vicugna, Molina 1782)

Descripción de la especie

## LA VICUÑA

### Ubicación taxonómica

La ubicación taxonómica de la vicuña es: Phylum Cordados  
Sub-phylum Vertebrados  
Clase Mammalia  
Sub-clase Theria  
Infra-clase Eutheria  
Orden Artiodactila  
Sub-orden Tylopoda  
Familia Camelidae  
Genero Vicugna  
Especie Vicugna vicugna

La familia Camelidae tiene seis especies en la actualidad, dos de ellas son de Asia-Africa, el camello (Camelus bactrianus) y el dromedario (Camelus dromedarius) y las cuatro especies restantes son sudamericanas. De éstas, dos son domésticas, la llama (Lama glama) y la alpaca (Lama pacos) y dos son silvestres, el guanaco (Lama guanicoe) y la vicuña (Vicugna vicugna).

Sudamérica tiene sólo el 3% de sus especies de mamíferos integradas por herbívoros medianos o grandes, siendo los camélidos los dominantes en este grupo.

### Evolución

Los camélidos aparecen en el Eoceno tardío y son unas de las primeras familias modernas de Artiodáctilos, ya que los pecaríes.

y los ciervos aparecen en el Oligoceno y las jirafas y bóvidos en el Mioceno (George 1962).

La familia Camelidae se origina en Norteamérica aproximadamente hace 45 millones de años. El primer camélido (Protylopus petersoni) era de talla pequeña (30 cms.), tenía una serie continua de dientes, ( $3/3 \ 1/1 \ 1/4 \ 3/3 \times 2 = 44$ ), y cuatro dedos. Un descendiente es el Poebrotherium wilsoni del Oligoceno Medio (hace 25-30 millones de años) de aproximadamente 60 cms. y similar a un guanaco actual. Se cree que era un corredor mejor que los otros rumiantes contemporáneos. Este pequeño camélido tenía patas largas y un cuello poderoso (Webb 1972).

Hace 15-12 millones de años, la familia Camelidae se divide en cuatro líneas y ocurren cambios importantes en su morfología. Franklin (1982) realiza un resumen de este proceso y sugiere que los principales cambios fueron: (a) aumento de tamaño corporal, hasta llegar a formas gigantes, (b) aumento de tamaño cerebral, (c) desarrollo de patas digitígradas con almohadillas, (d) fusión de los metapodios, (e) desarrollo de patas delanteras y traseras de aproximadamente el mismo largo, (f) pérdida de incisivos superiores o cambio a forma caniniforme, (g) desarrollo de una depresión en la porción facial del maxilar para el músculo de los labios, (h) formación de órbitas craneales que permiten una visión semi-estereoscópica.

De estos camélidos del Mioceno el desarrollo más importante aparece en el modo de locomoción, el paso, en el cual los miembros laterales se mueven al unísono y los pies laterales se apoyan casi simultáneamente en el piso. Este "caminar" o **paso de ambladura** se mantiene hasta la actualidad (Dagg 1974, 1979), y se lo considera como una importante adaptación a los ambientes abiertos que facilita caminatas y trotes largos. Este paso está asociado con estructuras tales como una fuerte hendidura de la pata; ligamentos poderosos en el pie, patas delanteras que se insertan cerca del eje medio ventral e inserción baja del cuello en la zona delantera del cuerpo (Webb 1972).

En el Mioceno, ocurre una radiación adaptativa en Norteamérica y hacia el fin de ese período (hace 5 millones de años) aparecen dos ramas importantes, una es la del género

Procamelus, que emigra por el Estrecho de Bering a Asia diversificándose. Allí se encuentran formas como el Paracamelus de gran porte y antecesor de los camélidos actuales del viejo mundo: el camello y el dromedario. También hacia el fin del Mioceno se encuentra a Pliauchenia que es un animal parecido a la llama actual y del cual se origina el género Hemiauchenia, en la zona central y sur de Norteamérica. Hace tres millones de años, aparece el istmo de Panamá y los hemiauchenias pasan hacia América del Sur y se diversifican en los Andes y pampas en el principio del Pleistoceno. Estos animales son ubicados en América del Sur hace aproximadamente 1.8 millones de años desde el período Uquiense (Reig 1981).

La evolución de los camélidos en Sudamérica está poco documentada (Franklin 1982). A mediados del Pleistoceno se diferenciaron los géneros Vicugna y Paleolama. Este último luego origina al género Lama al cual pertenecen el guanaco, la llama y la alpaca.

Cuando llega el hombre a América (hace 20.000 años) coexistían los géneros Paleolama, Hemiauchenia, Lama y Vicugna. Los grupos humanos precerámicos tenían una cultura de subsistencia basada en gran parte en la explotación de los camélidos. Hace aproximadamente 12-10.000 años, los dos géneros de mayor tamaño Paleolama y Hemiauchenia, se extinguen simultáneamente con la desaparición de todos los camélidos de Norteamérica (Webb 1965). Las causas de este fenómeno son debatidas pero se incluyen razones de tipo climáticas, ambientales y sobre todo de predación por parte del hombre (Martin y Wright 1967, Keast 1972, Cardozo 1975).

El origen de las especies domésticas de camélidos sudamericanos (de distribución andina) es poco claro y las teorías sobre sus relaciones filogenéticas con las especies salvajes involucran (de Cajal 1985): (a) son descendientes de guanacos que han sido domesticados (Jungius 1971), (b) el guanaco origina a la llama y la vicuña a la alpaca (Ameghino 1889), (c) un antecesor común origina todas las especies actuales (Cabrera 1932), (d) un híbrido de vicuña y llama

origina a la alpaca y el guanaco origina a la llama (Hemmer 1975) y (e) una especie antecesora a partir del proceso de domesticación habría dado origen a las especies domésticas (Franklin 1982).

### Caracterización sistemática

La familia Camelidae pertenece al Sub-orden Artiodáctila y por lo tanto tiene el eje de la pata entre el tercer y cuarto dedo y los dedos provistos de uñas muy desarrolladas que forman la pezuña (ungulados). Estas características están compartidas con suidos, ciervos, jirafas, cabras y bóvidos (Young 1980). Los elementos que caracterizan a la familia Camelidae son: digitígrados, con almohadillas en los dedos, pezuñas pequeñas, labio superior hendido, glóbulos rojos elípticos y estómago con tres cámaras (sin omasum) (Cabrera y Yepes 1940).

La Vicuña forma un género aparte del resto de los camélidos sudamericanos debido a las características de sus incisivos inferiores con la raíz comprimida lateralmente y constantemente abierta. En el lado labial, estos incisivos tienen una capa más gruesa de esmalte y por lo tanto están siempre afilados. Algunos autores distinguen la sub especie argentina Vicugna vicugna vicugna (Molina 1782) de la peruana Vicugna vicugna mensalis (Thomas 1917) por la carencia de pelaje largo en el pecho (mechón pectoral con fibras hasta 18 cms.) y por el tamaño de los molares. Sin embargo, Cabrera (1961) sostiene que la separación en dos subespecies es infundada y que sólo son variaciones.

La fórmula dentaria de la vicuña es: incisivos 1/3, caninos 1/1, premolares 1-2/1-2, molares 3/3. Los caninos superiores están curvados hacia atrás y su raíz forma una protuberancia (Puig y Cajal 1985). La relación del largo contra la altura del cráneo es 1:2,5 o menor (Otte y Venero 1979).

Los autores no coinciden en los rangos de datos morfométricos (Franklin 1983, Hofmann et al 1983, Cajal 1985) pero en general

podemos decir que el peso varía entre 35-55 kg. con una media aproximada de 45 kg., la longitud del cuerpo entre 70-100 cms, la longitud desde la cabeza a la cola 160-170 cms. y la altura a la cruz entre 70 y 90 cms. La longitud de la cabeza es de 26 cms, las orejas son lanceoladas de aproximadamente 10 cms, el labio superior tiene una hendidura central.

El pelo de la vicuña está compuesto por dos tipos de fibras, una fibra externa gruesa y otra interna más fina de 12 micras de grosor, lo que la convierte en la fibra de origen animal más delgada, (Hofmann et al. 1983) y por eso en una de las lanas más codiciadas. La densidad folicular es muy alta. El color del pelaje es (1) marrón claro (color "vicuña") o beige en el lomo, los flancos y el cuello y (2) blanco en el vientre y el interior de los miembros.

Tiene una gestación de aproximadamente 350 días y una sola cría por parición. Este animal **carece de dimorfismo sexual**.

### Ambiente

La Vicuña habita las planicies o mesetas desérticas de altura y amplios valles de la zona andina (Puna) de Perú, Bolivia, Chile y Argentina (Koford 1957), siendo los herbívoros silvestres más importantes de estas zonas. La distribución altitudinal es entre los 3200 y los 4900 metros sobre el nivel del mar (Cajal 1985). En la Argentina su distribución abarca el NO del país ocupando la parte occidental de las Pcia. de Jujuy, Salta, Catamarca, La Rioja y el Norte de San Juan (Pujalts y Reca 1985).

La Puna es una región única en el mundo por ser al mismo tiempo muy elevada y estar cercana al Ecuador (Franklin 1982). Es fría, seca con inviernos ventosos y secos y precipitaciones estacionales de diciembre a mayo. Las temperaturas nocturnas generalmente son inferiores a 0°C y las heladas son frecuentes durante todo el año. La variación térmica diaria es muy amplia (aproximadamente 30°C) y la radiación y diafanidad son muy



fuertes. La presión parcial de oxígeno es de 97 mm. Hg. y es aproximadamente 40% menor que a nivel del mar (Hofmann et al 1983).

La vegetación de la zona pertenece a la Provincia Puneña (Cabrera 1958) y el tipo predominante es la estepa o pastizal de altura. Una descripción más detallada de la vegetación se puede encontrar en el capítulo tres.

### Adaptaciones morfológicas y fisiológicas de la vicuña a la Puna

La pata de la vicuña finaliza en dos dedos con almohadilla en la parte inferior. Esta estructura tiene un valor importante para el equilibrio ecológico ya que no erosiona el suelo como en cambio lo hacen los ungulados domésticos introducidos (Hofmann et al 1983).

Con respecto a su alimentación, el hecho de tener crecimiento continuo de los incisivos (Único entre los rumiantes) les permite cortar y no arrancar los pastos duros y, al mismo tiempo aprovechar vegetales que crecen muy cerca del suelo (Koford 1957). Los vegetales puneños son pobres y de difícil digestibilidad por el alto contenido en fibras (Pfister et al. 1989). El tiempo que el alimento permanece en el rumen es mayor que el de otros herbívoros y los períodos de rumia son más frecuentes que en los vacunos y ovinos (Hofmann et al 1983).

Con respecto a las adaptaciones a la hipoxia ambiental, los glóbulos rojos de las vicuñas son elípticos, lo que permitiría aumentar la velocidad de difusión del oxígeno. No tienen grandes diferencias con otros ungulados en lo que se refiere a los valores hematológicos de la serie roja sino que posee una hemoglobina similar a la hemoglobina fetal, o sea con su curva de disociación con el O<sub>2</sub> de mayor pendiente que el resto de los mamíferos (Hall et al 1936), captando oxígeno con gran afinidad a presiones parciales muy bajas. Estos animales pueden tener una velocidad en carrera de 47 km/hr. a 4500 mts. de altura (Koford 1957, Franklin 1982).

El pelo de la vicuña está compuesto por dos capas, lo que le permite la formación de un "colchón de aire caliente" que mantiene al animal aislado de las variaciones térmicas y de los fríos nocturnos. Los animales frecuentemente se revuelcan en el suelo arenoso, con lo cual introducen polvo entre las fibras que las ayuda a mantener su capacidad aislante evitando el afieltramiento del vellón (Koford 1957).

Esta especie tiene también interesantes adaptaciones reproductivas a las condiciones extremas de la Puna: el tamaño y peso de las crías al nacer es aproximadamente entre el 10% y el 15% del peso de la madre (uno de los más altos de mamíferos), lo que se interpreta como una manera de reducir la hipotermia en un ambiente tan crítico que torna a las crías de pocos días muy vulnerables. Se citan casos de alta mortandad de las crías recién nacidas o con pocos días debido a enfriamiento y pulmonía durante fuertes tormentas (Hofmann et al. 1983). También estas presiones ambientales determinan que la mayoría de los partos ocurran durante la mañana. Además, hay una gran incidencia de re-absorciones de fetos y abortos espontáneos en aquellas hembras en malas condiciones fisiológicas durante el invierno (Hofmann et al. 1983).

### Ecología y Comportamiento

Las vicuñas pastan (son "grazers") en pastizales de altura de crecimiento lento y perennes (Koford 1957, Franklin 1978, 1982). La mayoría de los autores describen la dieta de la vicuña como exclusiva pastadora y sus ítems alimentarios incluyen vegetales de los géneros Festuca, Calamagrostis, y Stipa (Koford 1957, Franklin 1982, 1983, Cajal 1985). En un trabajo reciente, Cajal (1989) incluye arbustos en la dieta de la vicuña, por lo que esta especie sería también ramoneadora. Esta variación en la dieta podría ser consecuencia de que este trabajo fue realizado en el límite sur de la distribución y donde la vicuña es simpátrica con el guanaco (Reserva San Guillermo, San Juan).

Las vicuñas deben beber agua todos los días especialmente en la temporada seca (Koford 1957, Franklin 1974), lo que determina límites a su distribución o "constreñimientos" ecológicos. Koford afirma que "no se encuentran vicuñas a más de una milla del agua".

La mayoría de los partos ocurren entre enero y abril y el estro y cópula es post-parto (entre una semana y un mes), con ovulación inducida (Hofmann et al. 1983). En general las hembras tienen su primer cría a los dos años de edad (Koford 1957) y la gestación es de 11 meses y medio. El amamantamiento dura hasta los 6-8 meses de la cría.

Los predadores naturales de esta especie son el puma (Felis concolor) y el zorro (Dusicyon culpaeus) y actualmente el perro (Canis familiaris) y el hombre (Koford 1957).

El ambiente de la vicuña, con una baja productividad de forraje y hostilidad climática es un factor determinante en la evolución de estos camélidos y en particular de su sistema social. En un trabajo pionero en el análisis del comportamiento y su relación con el ambiente, Koford (1957) describe aspectos de la organización social de la vicuña. Realiza un etograma detallado que es base de todos los trabajos en comportamiento posteriores. Franklin (1974, 1982, 1983) trabajando en la Reserva de Pampa Galeras (Perú), genera una importante y detallada descripción de la relación de la vicuña con su ambiente y en particular sobre los efectos de los parámetros ambientales sobre su organización social.

En una población de vicuñas pueden distinguirse fácilmente dos unidades sociales principales (Koford 1957): (a) los grupos familiares y (b) las tropas de animales solteros. **Los grupos familiares** están compuestos por un macho, una o varias hembras con o sin crías de la temporada y tienden a ser muy estables (Koford 1957, Franklin 1974). Podemos determinar que la familia media incluye un macho, de tres a cuatro hembras y aproximadamente dos crías (ver capítulo 4 para más detalles de distintas poblaciones). **Los grupos de animales solteros** están

compuestos por animales adultos no familiares y juveniles de uno y dos años. Es una organización laxa. Los grupos varían en número entre 2 a 100 animales y las fusiones y separaciones en sub-grupos son muy frecuentes. **Los animales solitarios** Pueden ser machos que se separan de los grupos de solteros y se establecen en una zona que defienden, o bien animales desplazados (viejos o enfermos) que vagan entre los grupos familiares.

Franklin (1983) describe tres tipos de grupos familiares según ocupen ambientes con alimento preferido y acceso al agua en Pampa Galeras. El **grupo familiar permanentemente territorial** ocupa un área con alimento preferido y acceso a la fuente de agua. Posee también una zona en los faldeos donde duermen los animales. El **grupo familiar marginalmente territorial**, es similar al anterior, pero ocupa zonas de vegetación menos preferida y no tiene acceso directo al agua. Y el **grupo familiar móvil** que es un grupo en el cual el macho no defiende una zona y las hembras son jóvenes, generalmente sin crías. La abundancia de esta última categoría de grupo aumenta cuando las crías de un año son expulsadas de su familia.

En contraste con esta descripción de Franklin, en otros trabajos (Koford, 1957) no se describe la existencia de distintos tipos de grupos familiares, ni la utilización de dos zonas diferentes para comer y dormir, sino una misma zona donde los animales realizarían sus actividades. Tampoco se ha podido determinar el uso exclusivo de un área en otras regiones (Cajal, 1985, Hofmann et. al 1983, Vilá en prep.).

A pesar de haber observado conductas de retención de hembras por parte de los machos (Koford 1957, Franklin 1983, Bosch y Svendsen 1987), se describe el sistema de apareamiento de la vicuña como "Poliginia de defensa de recursos" (Emlen y Oring 1977) ya que principalmente los machos defienden áreas (ver capítulos 1 y 9).

Las hembras permanecerían la mayor parte de su vida en el grupo familiar, mientras que las crías son expulsadas

activamente por el macho familiar entre los 8 meses (en machos) y el año de edad (hembras) (Franklin 1974). La regulación del tamaño de la familia, evitando o no la incorporación y/o salida de hembras está basada en la conducta del macho. Se cree que las crías macho expulsadas se unirían a las tropas de solteros, mientras que las hembras irían a familias vecinas o se unirían a machos solitarios defendiendo territorios.

La estabilidad de los territorios es una característica de la especie en Pampa Galeras y otras localidades puneñas, y se pueden mapear los mismos. (Franklin 1982, 1983, Bosch y Svendsen 1987). Los machos defenderían activamente los límites de otros machos territoriales y principalmente de los machos solteros, a través de la agresión. El territorio de la vicuña tiene (según Franklin 1983) tres características principales: 1) La ocupación es necesaria para el uso exclusivo y la pertenencia del mismo. 2) Los territorios pueden ser utilizados por animales extraños cuando la familia no está. 3) Las familias vecinas no ocupan el territorio cuando la familia dueña del mismo no está. (Para la discusión de estos tópicos ver el capítulo 4 de esta tesis).

Con respecto a la relación grupo familiar-ambiente, tanto Koford (1957) como Franklin (1983) relacionan el tamaño del territorio con el tamaño de la familia y la producción forrajera, encontrando una alta relación entre estas variables y en consecuencia un muy buen ajuste entre el comportamiento y el ambiente.

Koford analiza a esta especie desde un punto de vista más etológico-aneecdótico y describe detalladamente y por primera vez ciertos patrones conductuales o "displays", como por ejemplo, la agresión mediante escupidas, el acicalamiento, los gritos de alarma, el revolcarse, los juegos entre crías, la cópula y otros. Además de su descripción de la organización social y de las interacciones entre individuos adultos, también es el primer autor que intenta relacionar el valor adaptativo de sus resultados en función del ambiente y realiza un análisis del estatus de la especie, la legislación sobre la misma y da pautas

de manejo. Esto lo convierte en un pionero en este tipo de trabajos, ya que lo realizó antes de la década del 60.

### Relación con el hombre

La vicuña fue cazada por el hombre primitivo americano desde hace 15000 años. Durante el Imperio Incaico fueron protegidas, la caza indiscriminada estaba prohibida y los animales silvestres así como su lana eran propiedad del Inca. Solo se las cazaba cada tres o cinco años con trampas de piedra o boleadoras y la lana obtenida era integralmente destinada al Inca y la nobleza. Su número en esa época se estima en 1.5 millones de animales (Franklin 1982).

Con la llegada del español, los camélidos sudamericanos comenzaron a ser diezmados y particularmente la vicuña por su lana valiosa. Según Garcilaso (extraído de Hofmann et al. 1983) "en una cacería solene, que en su lenguaje llamaban chacu, que quiere decir atajar, porque atajaban la caza... El número de venados, corzos y gamos y del ganado mayor, que llaman huanacu, que es de lana basta y de otro que llaman vicuña, que es menor de cuerpo y de lana finísima, era muy grande, que muchas veces y según que las tierras eran unas de mas caza que otras, pasaban de veinte, treinta y cuarenta mil cabezas, cosa hermosa de ver y de mucho regocijo. Esto había entonces, ahora, digan los presentes el número que han escapado del estrago y desperdicio de los arcabuses, pues apenas se hallan ya huanacos y vicuñas sino donde ellos no han podido llegar..."

La disminución en el número de animales fue drástica y continua hasta hace pocos años. En 1950 existían aproximadamente 400 mil vicuñas y en 1967 sólo quedaban unos 10 mil ejemplares entre Perú, Bolivia, Chile y Argentina. En 1969 la vicuña fue clasificada como **especie rara** por la IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (Franklin 1982).

En la década del 70 se comenzó a proteger activamente a esta especie. Las razones eran varias: (a) La disminución en el

número de animales y la reducción en la distribución, (b) su altísimo valor económico como recurso natural renovable, (c) las interesantes adaptaciones de este animal a un ambiente tan inhóspito como la Puna y (d) la posibilidad de ser un factor de cambio socio-económico para la población humana puneña (Hofmann et al. 1983).

Como recurso económico, la fibra de la vicuña es una de las más valiosas del mundo. Aún cuando se encuentra actualmente prohibida, su valor de comercialización ha llegado a cifras muy elevadas: entre 1500 y 3000 U\$ el poncho y 150 U\$ el kilo de lana sin hilar (hay que aclarar que estos precios son estimativos por lo irregular del mercado, Cajal 1985).

El resultado de medidas proteccionistas a nivel internacional, nacional y provincial, con una amplia legislación al respecto (Ver "Estado actual de las Investigaciones sobre Camelidos", Cajal 1985), han logrado que esta especie aumente su número, cambiando así su clasificación de **rara** por la de **vulnerable** en la IUCN. Actualmente hay en la Argentina aproximadamente 13000 animales (Cajal 1985).

## CAPITULO TRES

Metodos

Campañās

Definiciones

Area de estudio

Animales



### Metodología de muestreo de comportamiento

Cuando un investigador decide registrar el comportamiento debe tomar decisiones sobre qué sujeto/s observar, cuándo y qué reglas utilizar para registrarlo. Esta elección depende principalmente de las hipótesis previas y de la infraestructura con la que se cuenta. Existen varios métodos estandarizados para obtener datos conductuales en el campo (Altmann 1974, Martin y Bateson 1986):

#### **1) Para elegir sujetos y momentos de observación:**

1.1) Ad libitum: El observador anota lo máximo posible acerca de los animales, por el mayor tiempo posible. En general se utiliza como método preliminar.

1.2) Animal-focal: El observador fija su atención en un animal, una dupla de animales o una camada (algún tipo de unidad) por un tiempo específico y registra todas las instancias de comportamiento (previamente divididas en categorías). Idealmente se eligen los animales y el orden en el que se va a registrar antes de la salida al campo.

1.3) Paneo: Un grupo de animales (o parte de una población en determinado lugar) es rápidamente observada a intervalos regulares y el comportamiento de ese instante de cada individuo es registrado. Generalmente el observador se restringe a pocas características de comportamiento.

#### **2) Para elegir reglas de registro:**

2.1) Registro continuo o de "todas las ocurrencias": Se registra cada ocurrencia de una conducta junto con información sobre su duración.

2.2) Registros de tiempo: Se muestrea periódicamente el comportamiento. Es una manera de condensar información. El tiempo de observación se divide en intervalos de registro con "puntos" entre uno y otro.

2.2.1) Registro instantáneo: En los "puntos" entre intervalos se registra la ocurrencia o no de determinada conducta.

2.2.2) Registro 1-0: En el tiempo en los intervalos se registra la ocurrencia o no de determinadas conductas.

Muchos de estos métodos fueron utilizados en las distintas campañas para analizar diferentes preguntas acerca del comportamiento de las vicuñas.

### **Campanas**

**1987: febrero-marzo.** Tema de estudio: **Relación materno-filial**, comparaciones entre animales con y sin manejo. Horas de registro 131. Método: Animal focal de duplas madre-cría de edad conocida, registro continuo de interacciones y registro instantáneo de las conductas de la madre, de la cría y de la distancia entre ambas.

**1987: abril.** Tema de estudio: Cambio en la relación materno-filial con la edad de la cría. Horas de registro 46. Método ídem febrero-marzo 1987.

**1988: febrero-marzo.** Tema de estudio: 1) **Ritmos diarios de actividades y de uso del ambiente**, relación de conductas con hora y variables ambientales. Método: Paneos cada media hora de todos los animales visibles, registro instantáneo. 2) **Asignación de tiempo a distintas actividades** por los machos. Método Animal-focal de machos individualizados, registro 1-0 de conductas. 3) **Agresión**. Método: Ad libitum, registro continuo o de "todas las ocurrencias". Total 90 horas de registro.

**1988: abril.** Idem febrero. Total 72 horas.

**1989: marzo-abril.** Tema de estudio: **Estructura social**. Censo en los potreros. **Distancias interindividuales**. Método: Paneo cada quince minutos, registro instantáneo de sexo y conductas. **Utilización de bosteaderos y revolcaderos**. **Juego en crías**. Método Ad libitum y registro de "todas las ocurrencias". Total 116 horas.

**1990: enero-febrero.** Tema de estudio: Asignación de tiempo a distintas actividades por las vicuñas en función del sexo y edad de los animales. Método: Animal focal, registro "todas las ocurrencias" y 1-0. Total 50 horas de registro.

### Comportamientos registrados

El siguiente es un etograma confexionado a partir de las descripciones de Koford (1957) y de observaciones propias de las conductas registradas. Las definiciones específicas de las interacciones agresivas están en el capítulo correspondiente (capítulo 7) y las de las interacciones entre las hembras y sus crías están en el capítulo La relación materno-filial (capítulo 8).

**Comer o forrajear:** El animal está parado, con el cuello y la cabeza hacia abajo y corta o muerde vegetales; se incluye la manipulación o masticación hasta tragarlos.

**Caminar:** El animal se desplaza lentamente durante cinco segundos o más sin cambiar de actividad.

**Correr:** El animal se desplaza rápidamente y puede dar saltos, durante cinco segundos o más sin cambiar de actividad.

**Echado:** El animal en posición decúbito-esternal (sentado o acostado) apoya su vientre en el piso, las patas y el cuello pueden estar doblados o estirados.

**Alerta:** El animal con la cabeza erguida (dirigida hacia un punto) y con las orejas erectas.

**Jugar:** (En crías exclusivamente) Actividad motora con corridas, trotes rápidos con o sin interacción física entre individuos.

**Acicalamiento:** El animal pasa su hocico por su cuerpo, puede lamerse o realizar pequeños mordiscos.

**Rolar:** El animal se revuelca sobre su dorso. Generalmente, en zonas con suelo desnudo.

**Conductas asociadas a bosteaderos. Oler:** El animal coloca su hocico sobre la pila de excrementos. **Amasar:** Con las patas delanteras el animal hace presión sobre las fecas. **Defecar y orinar:** El animal, levemente agachado, elimina heces y orina.

**"Flehmen":** El animal luego de oler el bosteadero, dobla el cuello, dirige el hocico hacia arriba, levanta el labio superior y abre y cierra la boca. Lo realizan principalmente los machos y es una medida indirecta de la presencia de hembras en estro en la población.

**Tomar agua:** El animal parado con el hocico parcialmente sumergido

#### **Definiciones de estructura social utilizadas**

**Familia:** Grupo de animales adultos con crías nacidas en la temporada y/o hembras preñadas. Un grupo se consideraba familiar cuando: a) tenía crías y se sexaba un macho y por lo menos una hembra adulta. b) no tenía crías pero se sexaba e identificaba a todos los miembros y se mantenían en una zona más o menos estable.

**Club de crías:** Grupo de todas las crías (nacidas en la temporada) de una familia se encontraban tal manera que la distancia entre ellas era menor que la distancia entre cualquiera de éstas y el adulto más cercano.

**Grupo de animales solteros:** Grupo constituido por un número

variable de animales adultos con o sin crías de alrededor de un año (subadultos). Se sexaban por lo menos dos machos.

**Animales solitarios:** Son aquellos animales a más de 50 metros de otro.

**Identificación de animales individuales:** A los animales en el corral se les colocó un collar con un número. A los animales en los potreros (campo) se los reconocía por marcas individuales y por la estabilidad en la familia. Cada día, previo al inicio de los registros, se ubicaban a las familias más cercanas al mangrullo, se reidentificaban sus miembros y se registraba o no la incorporación y/o salida de animales de las mismas. Cada familia tenía una ficha de identificación, con un nombre. Al inicio de cada temporada (o año) de muestreo se volvía a definir y poner nombre a las familias cercanas. La mayoría de los animales estaban sexados con caravanas en las orejas (según tuvieran la caravana en la oreja derecha o izquierda).

**Distancia:** La distancia se medía en "Unidades vicuña", que es el largo aproximado de una hembra adulta (aproximadamente un metro). Es una medida relativa.

### **Aparatos**

Se utilizó un mangrullo de madera de 6,5 metros de altura, desde donde se obtenía una excelente vista de los animales del potrero. Se utilizaron un telescopio Bushnell 20x40, binoculares 8x30, una cámara fotográfica Canon AE1 con teleobjetivo Zikkor de 500 mm. Se utilizó un reloj cronómetro Casio.

Se registraba en planillas de doble entrada, confeccionadas especialmente para cada tema de estudio, o en hojas lisas. Los datos meteorológicos fueron extraídos de los instrumentos del observatorio meteorológico del INTA.

### Area de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la Estación Experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en Abrapampa, 22° 51' lat S y 65° 51' long W, al NO de la provincia de Jujuy, a 3475 metros de altura sobre el nivel del mar. La estación posee aproximadamente 600 vicuñas y toda la infraestructura necesaria para realizar trabajos prolongados en las condiciones desfavorables de la puna. Geomorfológicamente la zona pertenece al sector oriental de la Puna y está caracterizada por cordones serranos y amplios bolsones de relieve relativo suave. Los valles se encuentran a aproximadamente 3500 metros sobre el nivel del mar. El clima es muy riguroso, seco, frío y con marcada amplitud térmica. Las precipitaciones son escasas (280 mm. anuales) y se producen desde noviembre a marzo. La temperatura oscila entre una mínima anual de -25°C y una máxima de 35°C presentando fuertes variaciones estacionales y diarias (puede variar 25°C en un día). No hay período libre de heladas. Estos datos fueron obtenidos del observatorio meteorológico del INTA (Angel Maidana, com. pers.)

Los suelos son esqueléticos con un escaso desarrollo de los niveles húmicos (semidesérticos grises). La vegetación de la zona pertenece a la Provincia Puneña (Cabrera 1958) y el tipo predominante es la estepa. La vegetación típica es la de pastos duros y amarillos como la "Chillagua" (Festuca scirpifolia, Deyensia sp. y Distichlis humilis) y algunos arbustos bajos y achaparrados como la Tola (Lepydophyllum tola). (Bertoni, com. personal).

Los animales se encuentran en extensos potreros de aproximadamente 100 has. donde la vegetación predominante es el pastizal de la zona dominado por la "Chillagua" y por donde corre un curso de agua natural (ramificación del río

Miraflores). Se trabajó en un potrero con aproximadamente 190 animales sin manejo alguno. En un corral (1 ha.) se colocó una familia a la cual se le realiza manejo que incluye control de peso mensual y esquilas periódicas.

### **Temporada reproductiva**

El trabajo se llevó a cabo durante varias temporadas reproductivas sucesivas entre enero a fines de abril de los años 1987, 1988, 1989 y 1990. La temporada reproductiva coincide con la descrita por distintos autores en otras poblaciones. Koford (1957) trabajando principalmente en Bolivia, Chile y Perú fija la temporada reproductiva entre la segunda semana de febrero y mayo y tanto Franklin (1983) como Glade y Gattan (1987) en Chile lo sitúan entre la primer semana de febrero y la primera de mayo. Todos los autores coinciden en que el pico de nacimientos ocurre durante la última semana de febrero y la primer semana de marzo.

Por lo tanto aquellas campañas realizadas en febrero-marzo pueden considerarse como correspondientes al pico de la temporada reproductiva y las de fines de abril como correspondientes al fin de la temporada reproductiva. En el caso de los camélidos domésticos, el estro ocurre entre 10 y 15 días después del parto (Johnson 1980), por lo que se desfasa entre una a dos semanas la temporada de apareamiento de la temporada de nacimientos. En el caso de una vicuña identificada con collar, entre el parto y la cópula mediaron 13 días.

De los 16 partos observados durante las campañas, 10 ocurrieron durante el mes de febrero, 3 en la primer semana de marzo y 3 en abril. Las cópulas observadas (n=7) ocurrieron entre la segunda quincena de febrero y fines de marzo, y siempre ocurrieron dentro de los grupos familiares. El comportamiento de "flehmen" (n=18) utilizado como medida indirecta de la presencia de hembras en estro, fue observado desde mediados de febrero hasta la segunda quincena de abril. No se observaron hembras

realizando esta conducta. En un caso se observó a un macho realizarlo oliendo la zona genital de una hembra de su familia y no el bosteadero. Luego de esta conducta hubo un intento de cópula con la hembra.

La temporada reproductiva de los animales en el INTA-Abrapampa comienza la segunda semana de febrero (con los partos) hasta fines de abril (últimas cópulas), aunque tiene variaciones en función de la crudeza o no del invierno anterior y de las lluvias (Bertoni, com. personal).

### **Animales**

Las 600 vicuñas que posee el INTA-Abrapampa provienen de un importante plantel inicial de animales jóvenes comprados a distintos pobladores. Los empleados más antiguos del establecimiento determinan que la población lleva más de 40 años y que el plantel inicial provenía de distintas zonas de la provincia e inclusive de distintas provincias, por lo que se asegura una variabilidad inicial (Romualdo Mamaní, com. personal). Los potreros están cercados por alambrado para ovejas y las vicuñas pueden saltarlos con facilidad (el alambrado para vicuña debe tener 1,8 mts. de altura, Hofmann et al. 1983), en varios casos se han observado machos expulsando (haciendo saltar el alambrado) a otros animales. En la periferia del INTA, existen campos privados sobrepastoreados, lo que explicaría la tendencia de las vicuñas a permanecer dentro del perímetro dado que así evitarían la competencia con otros herbívoros y el furtivismo. Por otro lado, el INTA se encuentra ubicado en un valle puneño, típico y natural ambiente de vicuña.

En los animales del corral se han medido los pesos de machos y hembras durante varios años. Sobre datos pertenecientes al INTA, se realizó el siguiente análisis: Se utilizó el peso medio anual de animales entre 2 y 8 años determinando que las hembras pesan 47.53 kg. ( $s=4,52$  kg.  $n=20$ ) y los machos 44.56 ( $s=3,44$  kg.  $n=6$ ), no existiendo diferencias significativas entre



sexos (ANOVA de un factor,  $F=1.88$ ,  $gl=24$ ,  $p>0.10$ ). Estos datos se ubican dentro de los límites normales para la especie en otras poblaciones. El peso de las crías al nacer es de 5.40 kg. ( $s=1.06$  kg.  $n=7$ ) y en el primer mes de vida 12.14 kg. ( $s=2.79$  kg.  $n=7$ ), por lo que aumentan durante este primer mes un 124%.

## **CAPITULO CUATRO**

### **Estructura social**

### **Distancias inter-individuales**

### **Factores que las modifican.**

## INTRODUCCION

Los animales pertenecientes a un grupo social se mantienen entre dos distancias extremas. Una distancia "individual" que es el espacio mínimo mantenido sin hostilidad y una distancia "social" que es el espacio máximo a partir del cual se pierde identidad con el grupo (Hediger 1955, Walther 1977). Mantener un espacio entre individuos tiene ventajas ya que minimiza los contactos, las perturbaciones durante la alimentación, las interferencias al escapar de un disturbio y la transmisión de enfermedades contagiosas. Esta distancia individual se puede determinar como un "miniterritorio" defendido y móvil, únicamente relacionado con la posición del individuo (Broom 1981). La distancia media entre dos animales es influenciada por variables como el sexo, la actividad y la temperatura ambiental (Estes 1967, 1969, Walther 1977).

En las gacelas de Thomson (Gazella thomsoni Gunther 1884), Walther (1977) encontró una importante relación entre la distancia y la actividad de los animales. Los machos comen aproximadamente a nueve metros entre sí, se echan a tres metros y caminan a dos metros. Estas distancias inter-individuales no se mantienen constantes durante todo el año ya que tienen una importante relación con la formación de territorios en la temporada reproductiva. Los machos comienzan a comer cada vez más alejados y a defender sus zonas de alimentación.

La distancia y la composición grupal describen la estructura social de la población (Ver capítulo 1).

La vicuña es uno de los pocos ungulados que utiliza pilas de excrementos (bosteaderos) para la excreción y egestión (Koford 1957, Franklin 1974). Todos los miembros del grupo familiar realizan sus excreciones en estos bosteaderos a diferencia de los guanacos donde sólo lo realizan los machos (Franklin 1983).

En ambientes con pocos relieves como la puna, la existencia de bosteaderos ha sido interpretada como "marcas" para mantener

a los animales no familiares fuera del territorio (Johnson 1973). Sin embargo, para Franklin (1982), la utilización de los bosteaderos en la vicuña cumpliría con las funciones de (a) mantener a los animales pertenecientes a la familia dentro del territorio y (b) abonar el territorio. Estas dos funciones estarían asociadas a la rigidez del sistema territorial de la especie en Pampa Galeras (Perú).

### **Objetivos:**

(a) Describir la estructura familiar de las vicuñas del INTA-Abrapampa. (b) Analizar cuantitativamente las distancias entre los individuos de los distintos grupos sociales. (c) Relacionar las distancias con el sexo, el grupo social, la actividad y el tamaño de la familia. (d) Discutir el valor funcional de las variaciones en las distancias entre individuos. (e) Describir la distancia cría-adulto en relación a la composición familiar. (f) Describir la utilización de los bosteaderos. (g) Determinar si la estructura social puede considerarse territorial.

### **METODO**

Los datos de este capítulo se tomaron durante la campaña de marzo de 1989. Se realizaron censos en los distintos potreros. En cada potrero se identificaban los grupos familiares y las tropas de solteros.

En uno de los potreros se ubicaba el mangrullo desde donde se realizaron las observaciones de comportamiento. Se registraron 6-8 (en dos bloques de 4). Cada quince minutos se realizaban paneos y se registraba: (1) para cada familia: (a) distancia mínima (medida en "unidades vicuñas") y actividad de cada hembra, (b) distancia entre el macho y la hembra más cercana a este y sus conductas, (c) sexo y distancia del animal más cercano a las crías y actividad; (2) Para cada tropa de solteros: actividad y distancia entre sus miembros.

Las conductas registradas fueron caminar, estar alerta, comer, correr, estar echado y jugar.

Los bosteaderos alrededor del mangrullo (N=18) fueron numerados y dibujados en un mapa. Cada vez que un animal hacía uso de los mismos, se identificaba al individuo (perteneciente a una familia conocida o no, sexo) y el número de bosteadero utilizado (se consideraba utilización cuando egestaban o excretaban en el mismo, no se consideraba cuando sólo lo olían).

## RESULTADOS

### Información de base

Se contabilizaron 509 animales adultos en la población del INTA-Abrapampa. La proporción de sexos general fue de machos 1.13 - 1 hembras. De los machos censados el 22,48 % eran machos familiares mientras que el 73,25% pertenecían a tropas de solteros. La relación hembra-cría fue de 47 crías cada 100 hembras. En el potrero con el mangrullo se censaron 191 animales adultos. La proporción de sexos fue de machos 1.2 - 1 hembras. De los 104 machos, 24 (23,07%) eran machos familiares, 74 (74,04%) pertenecían a tropas de solteros y 3 (2.88%) eran solitarios. Ochenta y cinco hembras pertenecían a familias, mientras que sólo 2 eran solitarias. La familia media encontrada en el potrero fue de 1-3.5-1.83.

### Distancias

#### Distancia en función del grupo social y del sexo

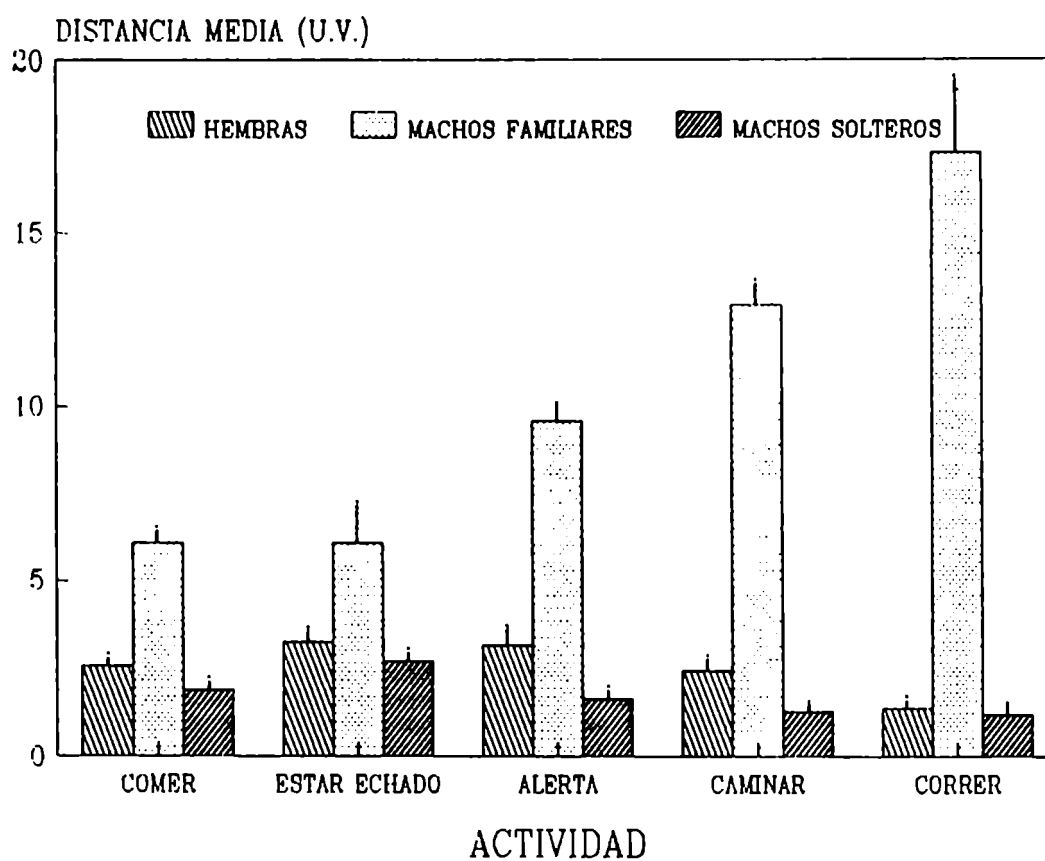
Grupo familiar: Distancia entre adultos: La distancia promedio entre hembras fue de 2.62 U.V. (n=3085, sd=2.55),

mientras que la distancia media entre la hembra más cercana al macho y éste fue de 8.63 U.V. ( $n=1269$ ,  $sd=7.5$ ) (figura 4.1). La distancia a la cual se encontró el macho fue mayor que la distancia entre hembras (Prueba t de Student,  $t=39.34$ ,  $gl=4352$ ,  $p<0.0001$ ). La diferencia entre estas dos medias de distancia fue altamente significativa indicando que las hembras tendían a estar más cerca entre sí que del macho territorial.

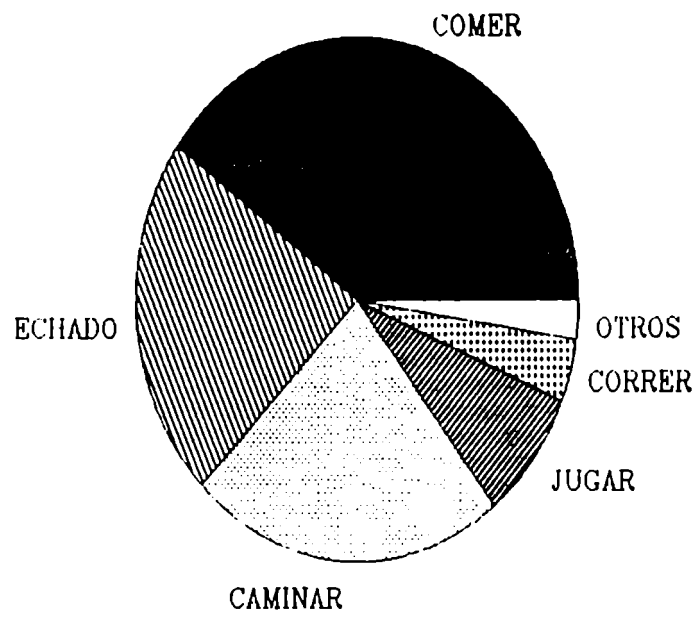
Distancia adulto-cría: Las variaciones en la distancia entre las hembras y las crías dependieron principalmente de la existencia o no de otras crías en el grupo familiar. En aquellos grupos con sólo una cría, la distancia general entre ésta y el animal adulto más cercano fue de 2.93 U.V. ( $n=469$ ,  $sd=4.53$ ), con una distancia mínima de cero (amamantándose) y una máxima de 50 (jugando con crías de otro grupo). En aquellos grupos con más de una cría, en el 62% (832/1342) de los registros las crías se encontraron más cerca de otra cría que de un adulto. Este porcentaje fue mayor que el esperado por azar ( $\chi^2=73.46$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.001$ ), lo que indica que las crías tuvieron tendencia a agregarse. Aquellas crías más cercanas a un adulto que a otra cría se encontraron a una distancia de 1.64 U.V. ( $n=514$ ,  $sd=1.64$ ). Esta distancia fue significativamente menor que la distancia adulto-cría en aquellos grupos que tenían solamente una cría. (ANOVA,  $F=36.15$ ,  $gl=981$ ,  $p<0.005$ ).

Por otro lado, las crías formaron "clubes" (Ver capítulo tres). En estos clubes todos los animales realizaban la misma actividad en un 90.08% de los registros ( $n=209$ ) y la actividad principal fue comer, seguida luego por caminar y estar echados (Ver figura 4.2). La distancia entre la cría perteneciente a un club y el adulto más cercano fue de 6.76 ( $n=114$ ,  $sd=8.26$ ) y fue mayor que cualquier otra distancia general entre adultos-crías. (En grupos de una cría, ANOVA,  $F=157.11$ ,  $gl=626$ ,  $p<0.005$ ; y grupos con más de una cría, ANOVA,  $F=43.25$ ,  $gl=581$ ,  $p<0.005$ ).

Grupo de solteros: La distancia general entre animales de los grupos de solteros fue de 1.73 U.V. ( $n=3646$ ,  $sd=1.44$ ) (figura 4.1). Esta distancia fue menor a la encontrada para las hembras de los grupos familiares (Student,  $t=17.84$ ,  $gl=6729$ ,  $p<0.0001$ ) y



**Figura 4.1:** Distancias promedio (+ errores estándares) en función de las características sociales, sexo y actividad de los animales. Ver el tratamiento estadístico en el texto.



**Figura 4.2:** Distribución de frecuencias de las distintas actividades en los "clubes" de crías.



### **Distancia en función del tamaño de los grupos y del sexo**

Cuando se relacionaron las distancias entre hembras con el tamaño de grupo no hubo diferencias (ver figura 4.3) ( $F=1.84$ ,  $gl=1\ 3063$ ,  $p>0.17$ ). En cambio, los machos con mayor número de hembras se mantuvieron a mayor distancia de éstas. La distancia entre el macho y la hembra más cercana aumentó proporcionalmente en función del tamaño de la familia (Regresión;  $r=0.22$   $F=63.62$   $gl=1263$   $p<0.0001$ ).

### **Distancia en función de variables ambientales**

No se encontraron relaciones entre la distancia y la hora, la temperatura ni la humedad en la zona de estudio (machos: temp  $r=0.09$ , hum  $r=0.08$ ; hembras: temp  $r=0.02$ , hum  $r=0.01$ ; machos y hembras temp  $r=0.04$ , hum  $r=0.035$ ).

### **Uso de bosteaderos**

En la tabla 4.1 se puede observar los resultados de la utilización de las pilas de excrementos más cercanas al mangrullo. La zona mapeada era utilizada por tres familias que se identificaban diariamente: las familias NCl<sub>a</sub>, Gde y M<sub>ar</sub>. En la tabla se puede observar la existencia de algunos bosteaderos de uso exclusivo y otros de uso compartido entre las familias vecinas. También se puede observar la utilización por animales no territoriales, como solteros o adultos errantes.

## **DISCUSION**

menor a la encontrada para el macho familiar y la más cercana de sus hembras (Student,  $t=113.35$ ,  $gl=4913$ ,  $p<0.0001$ ).

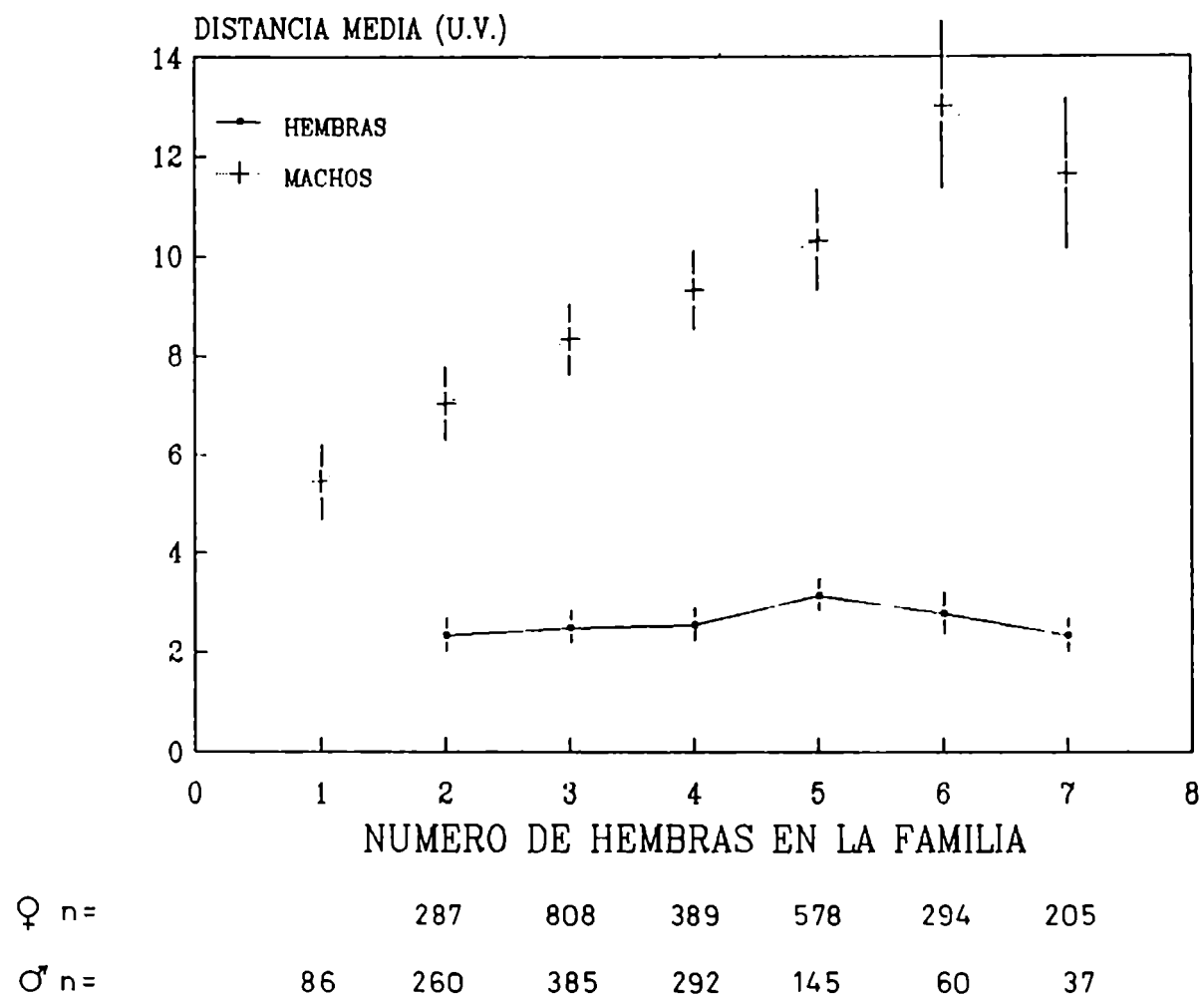
#### **Distancia en función de la actividad y del sexo**

**Grupo Familiar:** Se realizó un ANOVA relacionando las distancias en función del sexo y la actividad de los animales (figura 4.1), encontrándose que existen diferencias significativas en las distancias entre machos y hembras ( $F=478.14$ ,  $gl=4344$   $p<0.0001$ ), en función de la actividad ( $F=79.9$ ,  $gl=4344$   $p<0.0001$ ) y en la interacción sexo-actividad ( $F=88.17$ ,  $gl=4344$ ,  $p<0.0001$ ). Se realizaron comparaciones múltiples entre todos los pares de medias con la prueba de Newman-Keuls, encontrándose (con un nivel de significación del 5%) que: (a) Cualquiera sea la actividad de las hembras, la distancia entre éstas no difirió y fue menor que la de los machos con sus hembras más cercanas. (b) Cualquiera fuera la actividad de los machos siempre estuvieron a mayor distancia que las hembras. (c) Los machos comieron y descansaron a menor distancia de sus hembras que cuando estuvieron alerta. (d) Mientras los machos se desplazaron, las distancias con sus hembras fueron máximas, siendo menores cuando caminaron que cuando corrieron, o sea se desplazaron solos, alejándose de su grupo de hembras.

**Tropa de solteros:** Se encontró que las diferencias en las distancias en función de la actividad de los solteros fueron altamente significativas (ANOVA,  $F=52.61$ ,  $gl=3641$ ,  $p<0.0001$ ) (figura 4.1). Los animales se mantuvieron más cerca entre sí en los desplazamientos (aproximadamente 1 U.V.) y cuando estaban alerta. Cuando los solteros se movieron, lo hicieron "en bloque", y se dispersaron un poco para comer ( $x=1.93$ ,  $sd=1.46$ ,  $n=2118$ ) y para echarse ( $x=2.72$ ,  $sd=2.03$ ,  $n=109$ ). Aunque siempre estuvieron más cerca entre sí que los animales de las familias.

Bosteadero	Uso familiar			Uso no familiar
	NCl	Gde	Mar	
1	100%			
2	87.5%			12.5%
3	75%			25%
4	75%			25%
5	40%	40%		20%
7	66.6%	16.6%		16.6%
8	11.1%	77.8%		11.1%
9		71.4%		28.6%
10		64.3%		35.7%
11		100%		
12		43.7%	50%	6.3%
13				100%
14	33.3%	33.3%		33.3%
15	75%			25%
16	33.3%		33.3%	33.3%
17	44.4%		33.3%	22.2%
18	23%		46.3%	30.7%

**Tabla 4.1:** Porcentaje de utilización de los bosteaderos identificados que rodean al mangrullo. Se puede observar que algunos son de uso exclusivo, mientras que otros son utilizados por dos familias vecinas.



**Figura 4.3:** Distancia entre individuos en función del tamaño de grupo. La distancia entre hembras se mantiene constante, sin relación con el tamaño de grupo. La distancia entre el macho y la hembra más cercana aumenta significativamente en función del tamaño de grupo.

La distancia entre hembras y el macho del grupo familiar fue variable y dependió no sólo del número de hembras en el grupo reproductor, sino también de la actividad del macho. En los grupos más grandes los machos caminaron y corrieron (aumentando la distancia) más que en los grupos más pequeños. Esto sería un indicio de que aquellos machos más activos en la defensa territorial son los que obtienen el mayor éxito copulatorio, ya que son los que tienen mayor número de hembras en sus territorios (dado que sólo los machos familiares se aparean y que las hembras permanecen estables en las familias, se puede asumir una relación lineal entre el número de hembras y el éxito copulatorio).

De lo hasta aquí expuesto, puede definirse la estructura social de las vicuñas de Abrapampa como de tipo territorial. El comportamiento territorial es muy diverso y difícil de definir y categorizar. En general el concepto de territorio es bastante discutido porque no existe una definición que englobe las particularidades de los distintos ejemplos de la naturaleza. (Wittenberger 1981). Desde el punto de vista ecológico, la definición de Pitelka (1959) como "zona de uso exclusivo" puede ser objetada porque el comportamiento territorial debería ser definido en términos comportamentales (Brown 1975). En general, los animales territoriales: (1) restringen algunos o todos sus actividades a un área defendida, (2) advierten de su presencia en el área, (3) mantienen una posesión exclusiva de todas las partes de ese área (Wittenberger 1981). El territorio sería entonces esa área defendida (Noble 1939).

En el caso de la población de vicuñas con la que se llevó a cabo este trabajo, los machos familiares pueden considerarse territoriales ya que cumplen con los puntos antes enunciados. Sin embargo el área defendida no tiene límites discretos (esta condición es bastante general en otras especies, Wittenberger 1981) y hay superposición entre familias vecinas. Para esta población el territorio sería entonces un "espacio defendido no transponible por individuos no pertenecientes a la familia, mientras que ésta se haya en el mismo". Este espacio defendido

La composición de la familia "media" en la zona de estudio (1-3.5-1.83) fue similar a la encontrada en Laguna Blanca-Catamarca (1-3.6-1.9) por la autora y también muy similar a la encontrada por distintos investigadores en otras áreas la distribución: 1-3.17-1.64 para la Reserva de Ulla-Ulla en Bolivia (Cardozo 1981), 1-3.08-1.6 para el Parque Nacional Lauca-Las Cuevas en Chile (Glade y Cattán 1987), 1-3.2-1.8 para los grupos permanentemente territoriales en Pampa Galeras en Perú (Franklin 1983). Podemos concluir que la familia media de vicuñas está compuesta por: un macho, de tres a cuatro hembras y aproximadamente 2 crías (para una discusión sobre el tamaño de grupo ver el capítulo 6).

La distancia entre las hembras de los grupos familiares se mantuvo entre dos y tres metros independientemente de su actividad y del tamaño de grupo. Las hembras de ungulados tienen tendencias gregarias para alimentarse y principalmente para evitar la predación de sus crías (Gosling 1986). La formación de grupos de hembras en las vicuñas también tendría una función en la reducción del riesgo de predación sobre sus crías a partir del incremento en la probabilidad de detección de la presencia de un predador.

Con respecto a las crías, en aquellos grupos con una sola cría, la distancia fue variable y dependió principalmente de su edad y de la relación con su madre (ver capítulo 8) En aquellos grupos con más de una cría, éstas tendieron a estar juntas formando "clubes" como en otros ungulados (Estes 1974).

Cuando los machos de vicuña realizaron actividades de automantenimiento (comer, estar echado) la distancia entre éstos y las hembras fue menor que cuando se desplazaban o estaban alertas. Si consideramos al grupo de hembras como el centro a partir del cual se defiende el territorio, vemos que los machos comen y descansan en la zona de uso exclusivo, caminan por la periferia del área y están alerta en una zona intermedia. El comportamiento territorial tiene entonces, un componente de "esfuerzo somático" importante para el macho. (Alexander y Borgia 1979).

## CAPITULO CINCO

### Ritmos diarios de actividades

Relación entre las conductas y el mes, la hora del día, la  
temperatura y la humedad

puede tener leves modificaciones en función de variables temporales, y a lo largo del día puede haber superposiciones entre vecinos en los límites, pero nunca simultáneas. En ese sentido, cumple con la característica descrita por Franklin (1983) para las vicuñas de Pampa Galeras (Perú) que la ocupación es necesaria para el uso exclusivo y leves desplazamientos de las familias a lo largo del día generan superposiciones en los límites entre vecinos. También se ha observado a animales no territoriales hacer uso de los territorios (comer, revolcarse, excretar) cuando la familia estuvo desplazándose o tomando agua.

Estas observaciones sobre las características de los límites de los territorios familiares se refleja en la utilización de los bosteaderos de familias vecinas. La existencia de bosteaderos de uso exclusivo indica zonas centrales de territorios familiares, mientras que aquellos bosteaderos que fueron utilizados en conjunto estarían ubicados en los límites laxos entre territorios. La utilización de los mismos por animales no familiares sería una evidencia más de que la hipótesis de que los bosteaderos son marcas para alejar a intrusos (Johnson 1973) no explica el fenómeno en las vicuñas.



**Objetivos:** (a) Describir la frecuencia de conductas a lo largo del día en el pico y el fin de la temporada reproductiva. (b) Relacionar estas frecuencias con variables ambientales.

## METODO

Estos datos se obtuvieron en las campañas de febrero-marzo y abril de 1988.

Se utilizó el método de paneo con registro instantáneo. Se paneaba desde el mangrullo 360° en el sentido antihorario cada media hora, y los paneos nunca duraban mas de 8 minutos. En total se realizaron 329 paneos, 190 paneos en febrero y 139 en abril. Se paneaba desde las 8.30 hs. hasta las 18.00 hs., algunos días 6 horas en un único bloque y otros 7 horas en dos bloques, uno de cuatro y otro de tres horas en forma alternada. Los paneos hasta las 13.30 se clasificaron como "paneos de mañana" y los de después de las 13.30 hs. se clasificaron como "paneos de tarde". Cuando ocurrían tormentas se interrumpía el registro. También se registraban cada una hora, la temperatura y la humedad.

Aquellos animales que se encontraban a menos de 10 U.V. se consideraba que pertenecían al mismo grupo.

La fecha, la hora y las siguientes conductas individuales se registraban en un mapa: caminar, comer, correr, estar alerta y estar echado. La vegetación de la zona es alta y por lo tanto existían restricciones a la visibilidad. Se registró una media de 79.82 (sd=24.77, min=41 y max.=137) animales por paneo. Se calculó la frecuencia de cada conducta en cada paneo como:

$$FC = \frac{\text{número de animales en la conducta} \times}{\text{número total de animales en el paneo}}$$

Esta frecuencia varía entre 0 (ningún animal realizando la conducta x en ese paneo) y 1 (todos los animales del paneo en la misma conducta).

## INTRODUCCION

Estudios del comportamiento de mamíferos en general y de ungulados en particular muestran la existencia de patrones espaciales de uso del ambiente (Duncan 1983, Franklin 1983, Miller 1970, Senf et al 1982). También existen patrones temporales de comportamiento (i.e. Bergerund 1974, Gosling 1974, Klingel 1974, SOWLS 1974, Senft et al. 1982).

Se ha observado que varias especies de ungulados tienen ritmos diarios en sus actividades, realizando algunas conductas en determinados momentos del día con mayor frecuencia que en otros (Gosling 1979, Eberhard et al. 1984, Erkinaro et al. 1983, Squires 1971, Walther 1973). En general el nivel de actividad tiene una distribución bimodal a lo largo del día, con un pico a la mañana y otro a la tarde. Este patrón se ha observado en ovejas (Squires 1971), ciervos (Eberhardt et al. 1984), guanacos (Garrido et al. 1981) y gacelas (Walther 1973). Se considera que esta estructura temporal tiene un valor de supervivencia en aquellas zonas donde ocurren importantes cambios climáticos a lo largo del día (Erkinaro 1973). La puna es, un ambiente con importantes variaciones climáticas estacionales y diarias (Koford 1957, Franklin 1974) por lo que se predice un efecto importante sobre los ritmos de actividades de las vicuñas.

La influencia de las condiciones meteorológicas sobre la intensidad de las conductas es un aspecto muy estudiado en taxones como artrópodos o vertebrados poiquiloterms. Existe una falencia de estudios de campo sobre los ritmos diarios de actividades de mamíferos (Squires 1971) y específicamente, de la relación entre la temperatura y la humedad en los distintos patrones conductuales. Los trabajos más importantes en estos temas han sido realizados en monos en relación a sobre conductas de interacción social (Berstein 1972, Troisi y Schino 1986, Troisi et al. 1982).

Conduota	febrero	abril	ANOVA	
comer	0.706 (0.12)	0.748 (0.09)	F=11.8 p<.0007***	F<A
echado	0.048 (0.05)	0.030 (0.03)	F=13.7 p<.0002***	F>A
alerta	0.069 (0.04)	0.094 (0.05)	F=24.4 p<.0001***	F<A
caminar	0.101 (0.09)	0.093 (0.07)	F=0.78 p>.36	NS
correr	0.015 (0.03)	0.012 (0.02)	F=0.79 p>.37	NS

**Tabla 5.1:** Frecuencias medias y desviaciones standart de las cinco conductas en febrero y en abril. Resultado del ANOVA de comparación entre los dos meses (Anova de Brown-Forsythe de 1 factor BMDP1V gl= 1, 327).

## RESULTADOS

### Comparaciones entre meses

**Clima:** Existieron diferencias entre febrero y abril. La temperatura media durante las horas de observación (de 8.30 a 18.00) en febrero fue de  $16.21^{\circ}\text{C}$  ( $\text{sd}=4.3^{\circ}\text{C}$ ) y en abril fue de  $10.8^{\circ}\text{C}$  ( $\text{sd}=5.4^{\circ}\text{C}$ ). Las diferencias entre estas medias fueron altamente significativas (ANOVA 1 factor  $F=88.9$ ,  $\text{gl}=314$ ,  $p<0.00001$ ). Con respecto a la humedad, en febrero la media fue de  $40.5\%$  ( $\text{sd}=20.8$ ) y en abril fue de  $28.4\%$  ( $\text{sd}=22.9$ ) siendo febrero más húmedo (ANOVA 1 factor  $F=23.10$ ,  $\text{gl}=314$ ,  $p<0.00001$ ).

**Conductas:** Se realizaron comparaciones de las frecuencias de las conductas registradas (FC) entre los meses de febrero y abril (ANOVA 1 factor). Los resultados se presentaron en la tabla Tabla 5.1. No existieron diferencias significativas entre las frecuencias de los desplazamientos (caminar y correr) en ambos meses. Los animales comieron y estuvieron alerta con menor frecuencia en febrero en relación a abril, mientras que estuvieron echados más en febrero que en abril.

### Febrero

**Clima:** Se agruparon los datos de las variables climáticas a la mañana y a la tarde. A la mañana la temperatura fue menor que a la tarde (mañana  $\bar{x}=13.6^{\circ}\text{C}$ ,  $s=3.10^{\circ}\text{C}$ , tarde  $\bar{x}=19.7^{\circ}\text{C}$ ,  $s=3.00^{\circ}\text{C}$ , ANOVA  $F=176.8$ ,  $\text{gl}=181$ ,  $p<0.00001$ ), mientras que la humedad tuvo

un comportamiento inverso (mañana  $x=53.4\%$ ,  $s=14.8\%$  y tarde  $x=22.6\%$ ,  $s=13.7\%$ , ANOVA  $F=217.01$ ,  $gl=181$ ,  $p<0.00001$ ).

A la mañana la temperatura aumentó proporcionalmente a las horas del día (regresión lineal  $r=0.85$ ,  $F=281.6$ ,  $gl=104$ ,  $p<0.0001$ ) (figura 5.1), mientras que la humedad disminuyó hacia el mediodía (regresión lineal  $r=0.78$ ,  $F=163.1$ ,  $gl=104$ ,  $p<0.0001$ ) (figura 5.1). Por la tarde la temperatura se mantuvo constante ( $r=0.04$ ,  $p>0.7$ ), mientras que la humedad continuó disminuyendo ( $r=0.31$ ,  $F=8.88$ ,  $gl=80$ ,  $p<0.0038$ ).

**Conductas en función de la hora del día:** Se compararon las frecuencias medias de las distintas conductas a la mañana y a la tarde con ANOVAs de 1 factor (Tabla 5.2).

**Comer:** Los animales comieron más a la mañana que a la tarde. Las tendencias durante el día fueron: a la mañana temprano los animales comenzaron comiendo con una alta probabilidad:  $0.734$  ( $sd=0.127$ ) disminuyendo ésta hacia el mediodía  $0.543$  ( $sd=0.085$ ) ( $r=0.41$ ,  $F=21.13$ ,  $gl=104$ ,  $p<0.00001$ ). La frecuencia aumentó nuevamente hacia la tarde  $0.735$  ( $sd=0.213$ ) ( $r=0.29$ ,  $F=7.82$ ,  $gl=80$ ,  $p<0.005$ ) (Figura 5.2a). Durante la mañana, y a medida que disminuían los animales comiendo, aumentaron los animales echados. Es de notar que la frecuencia mínima de animales comiendo es mayor que el 50%, lo que significa que las vicuñas comen durante la mayor parte del día.

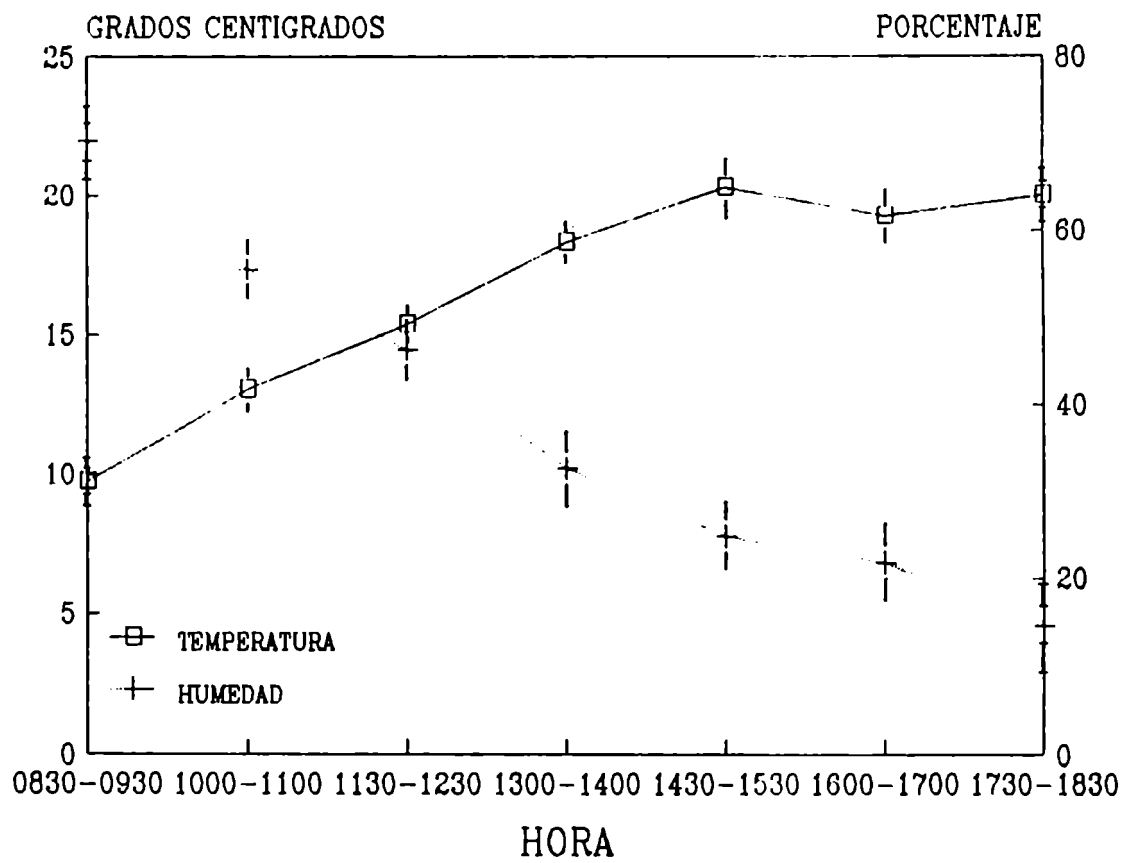
**Estar echado:** Los animales se echaron más a la tarde cuando la FC fue aproximadamente el doble que a la mañana. Durante la mañana la frecuencia de animales echados aumentó hacia el mediodía ( $0.45$ ,  $F=27.24$ ,  $gl=104$ ,  $p<0.00001$ ) (figura 5.2b) luego del mediodía se mantuvo en un alto nivel.

**Estar alerta:** El comportamiento de alerta ocurrió con mayor frecuencia a la mañana. Durante la tarde disminuyó en relación con las horas ( $r=0.23$ ,  $F=4.45$ ,  $gl=80$ ,  $p<0.038$ ) (figura 5.2c).

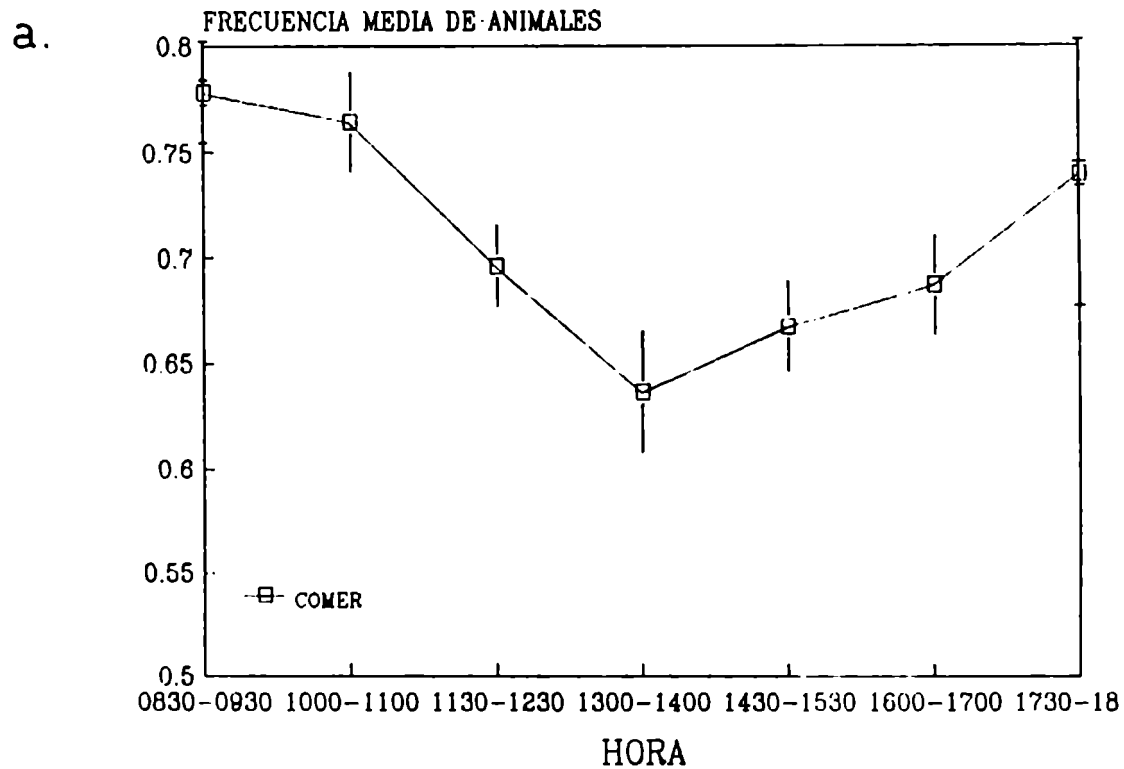
**Desplazamientos:** No hubo diferencias en la frecuencia de los desplazamientos (caminar o correr) a la mañana y a la tarde. Solamente cuando caminaron a la tarde existió un patrón definido de la conducta en función de la hora. La cantidad de animales

Conducta	mañana	tarde	ANOVA
comer	0.723 (0.12)	0.682 (0.13)	F=4.79 p<.03 * M>T
echado	0.033 (0.04)	0.068 (0.06)	F=18.3 p<.0001*** M<T
alerta	0.075 (0.04)	0.060 (0.04)	F=6.31 p<.01 * M>T
caminar	0.097 (0.08)	0.107 (0.10)	F=.51 p>.47 NS
correr	0.013 (0.03)	0.016 (0.03)	F=.38 p>.54 NS

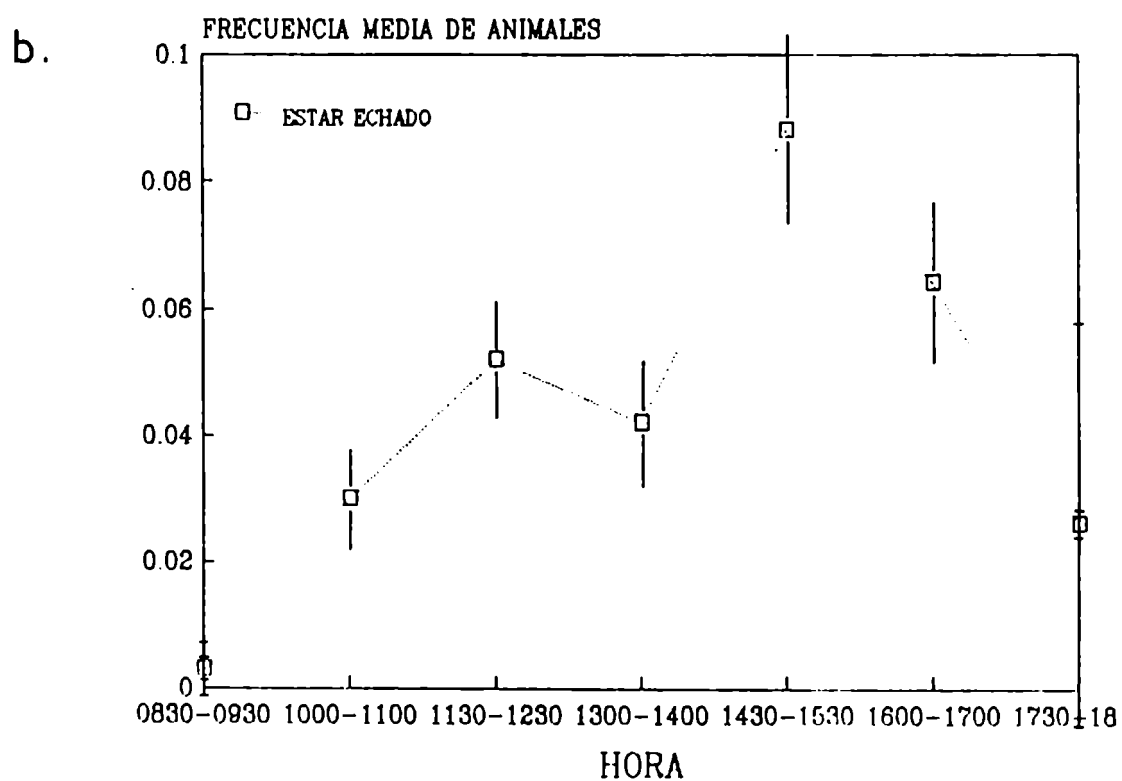
**Tabla 5.2:** Frecuencias medias y desviaciones standart de las cinco conductas a la mañana y a la tarde en febrero. Resultados del ANOVA de comparación entre los dos momentos del día. (ANOVA Brown-Forsythe 1 factor BMDP 1V gl= 1, 188).



**Figura 5.1:** Promedios horarios (+ errores standards) de la temperatura y humedad a lo largo del día en febrero.



**Figura 5.2:** Frecuencia promedio (+ errores estándar) de las conductas a lo largo del día en febrero. (a) comer, (b) estar echado.





caminando fue disminuyendo a medida que transcurría la tarde (figura 5.2d) ( $r=.22$ ,  $F=4.07$ ,  $gl=80$ ,  $p<0.04$ ).

**Conductas en función de variables climáticas:** Se realizaron regresiones entre las distintas conductas y las variables ambientales no encontrándose una relación lineal significativa ( $ps>0.05$ ).

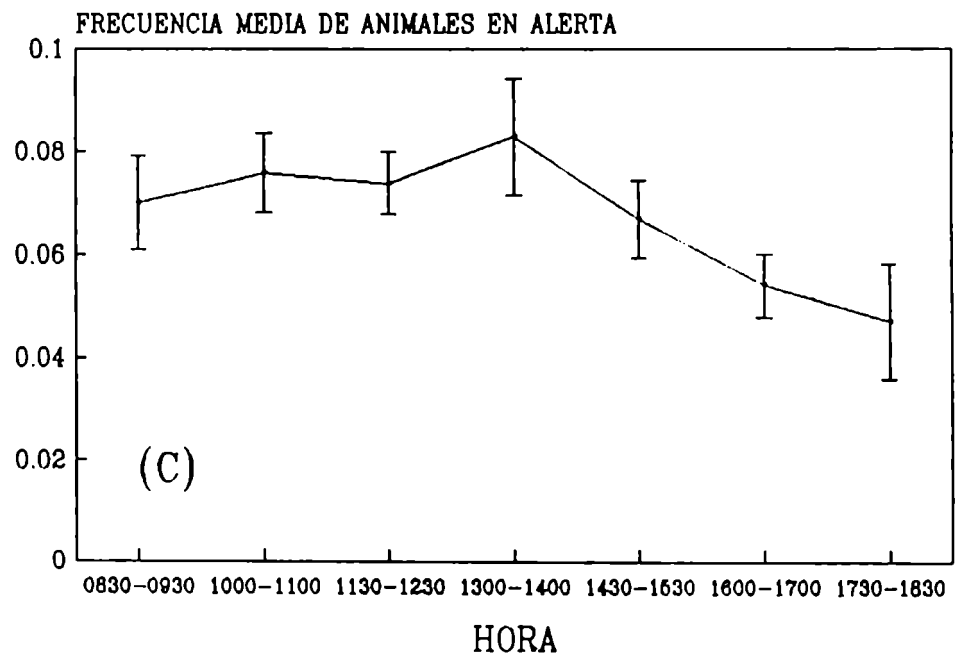
### Abril

**Clima:** Como con los datos de febrero, se agruparon las medidas de las variables climáticas a la mañana y a la tarde. A la mañana la temperatura fue menor que a la tarde (mañana:  $x=7.2^{\circ}\text{C}$ ,  $s=4.6^{\circ}\text{C}$ ; tarde:  $x=15.4^{\circ}\text{C}$ ,  $s=1.6^{\circ}\text{C}$ , ANOVA 1 factor,  $F=200.4$ ,  $gl=131$ ,  $p<0.00001$ ), mientras que la humedad tuvo un comportamiento inverso (mañana:  $x=41.3\%$ ,  $s=23.5\%$ ; y tarde:  $x=12.3\%$ ,  $s=5.3\%$ , ANOVA:  $F=105.4$ ,  $gl=131$ ,  $p<0.00001$ ).

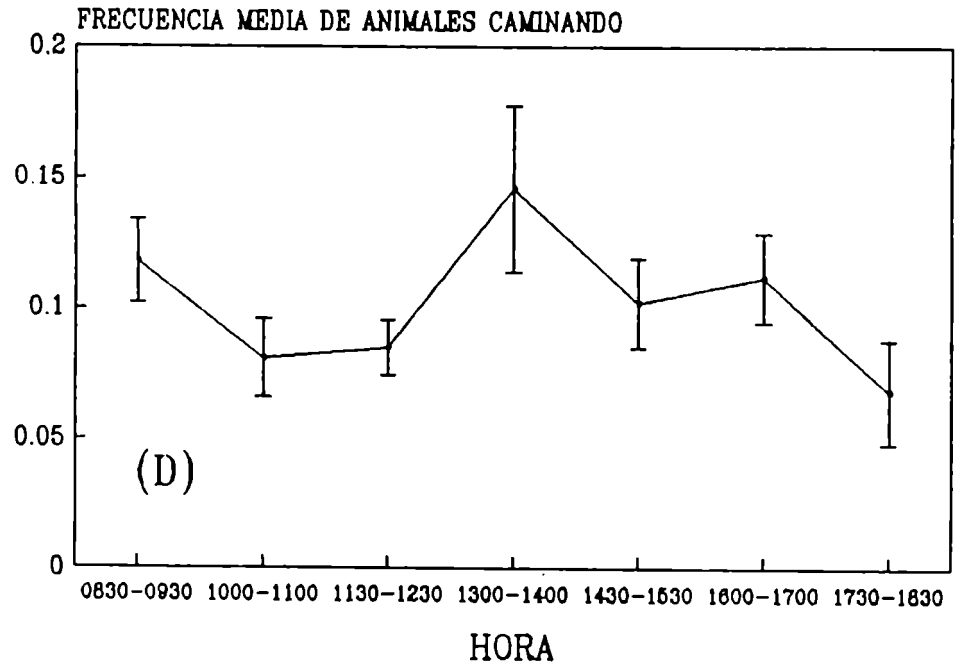
Por la mañana, la temperatura aumentó proporcionalmente a las horas del día ( $r=0.94$ ,  $F=539.7$ ,  $gl=72$ ,  $p<0.00001$ ) (figura 5.3b) y por la tarde continuó aumentando ( $r=0.42$ ,  $F=13.8$ ,  $p<0.0004$ ). La humedad disminuyó hacia el mediodía ( $r=0.85$ ,  $F=192.3$ ,  $gl=72$ ,  $p<0.00001$ ) y a la tarde se mantuvo aproximadamente constante en un 12% ( $r=0.19$ ,  $F=2.5$ ,  $gl=63$ ,  $p>0.117$ ) (figura 5.3a).

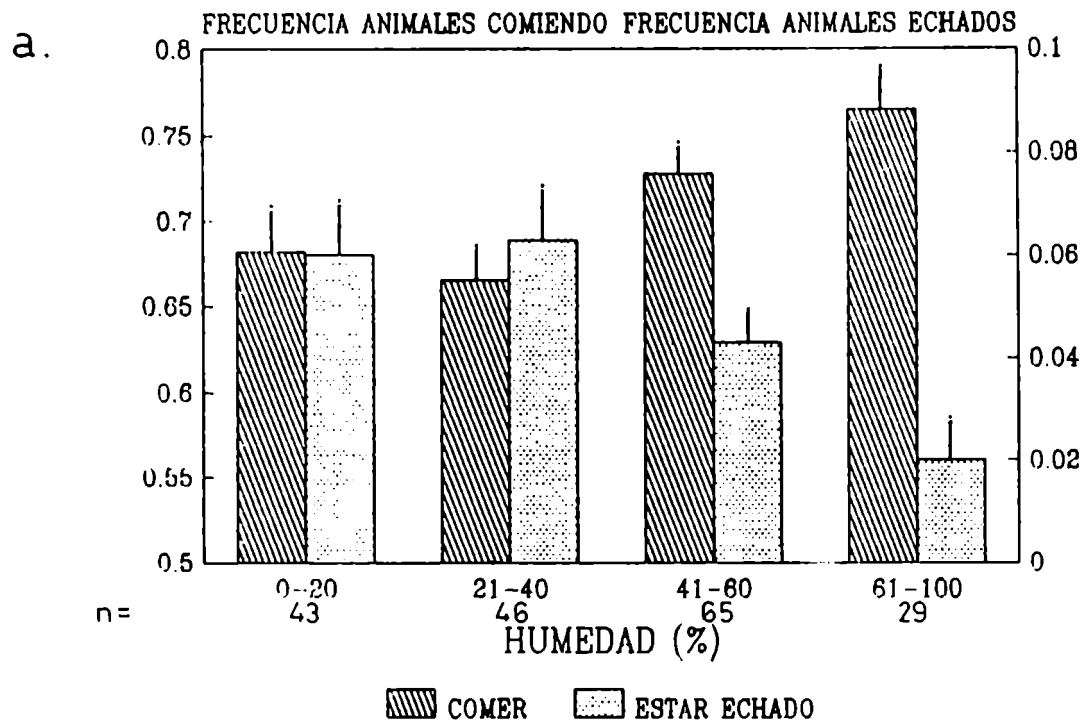
**Conductas en función de la hora del día:** Se utilizaron las mismas dos escalas que en febrero. Una escala que divide al día en mañana y tarde, y una escala horaria dentro de estas subdivisiones. En abril no hubo diferencias estadísticas entre mañana y tarde así como tampoco un patrón definido de las distintas conductas a lo largo del día como el encontrado en febrero ( $ps>0.05$ ).

**Conductas en función de variables climáticas:** Existió una relación entre la temperatura y los comportamientos de comer y

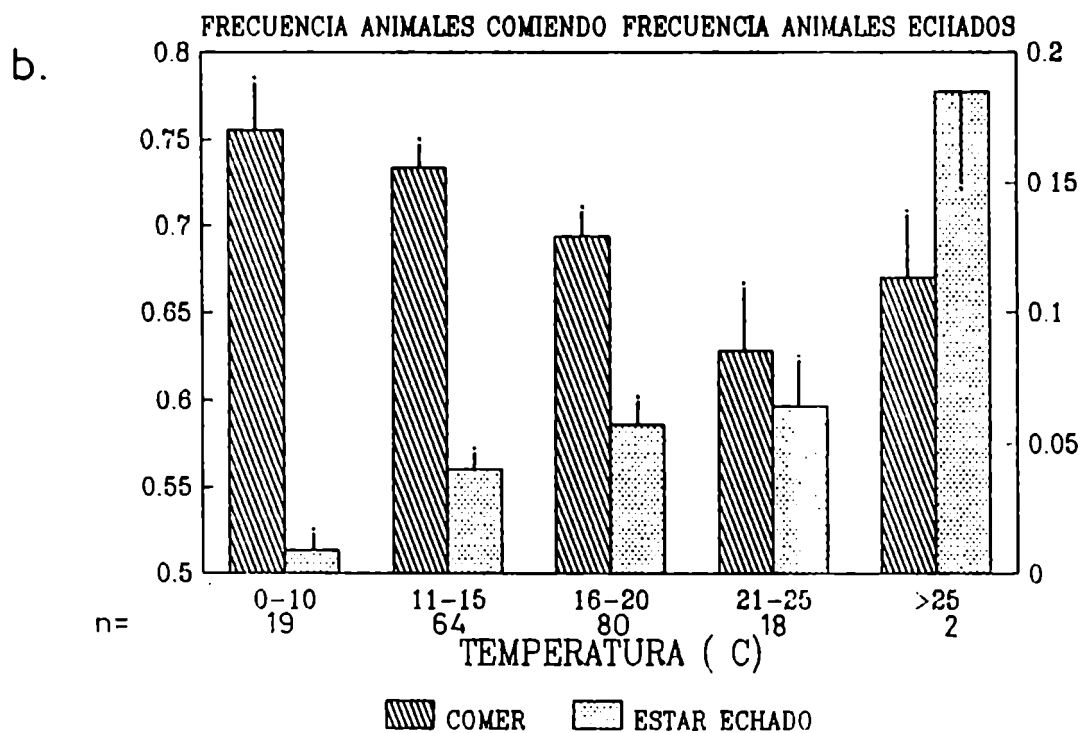


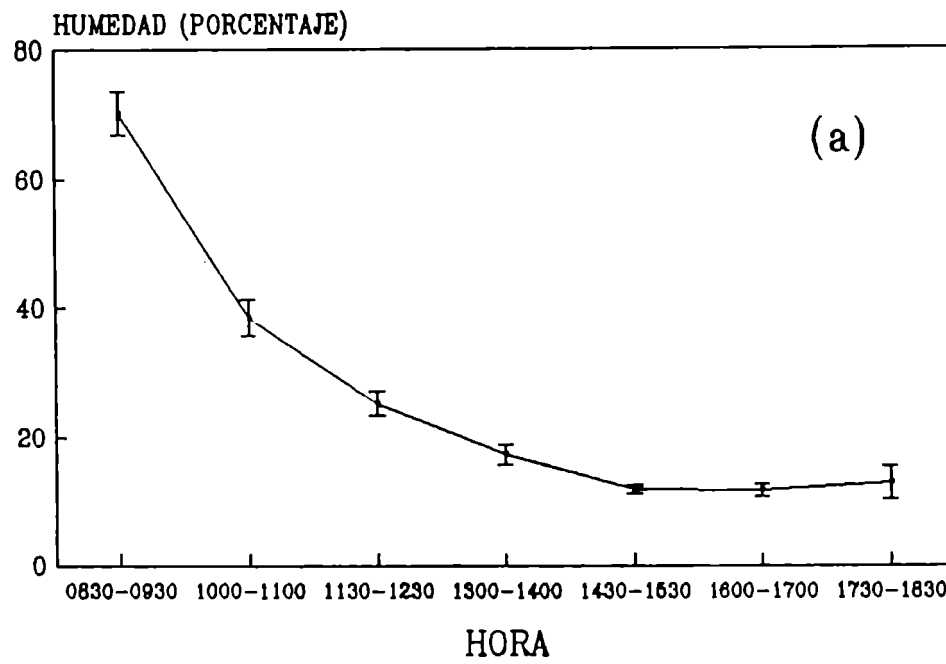
**Figura 5.2:** Frecuencia promedio (+ errores estándar) de las conductas a lo largo del día en febrero. (c) estar alerta, (d) caminar.



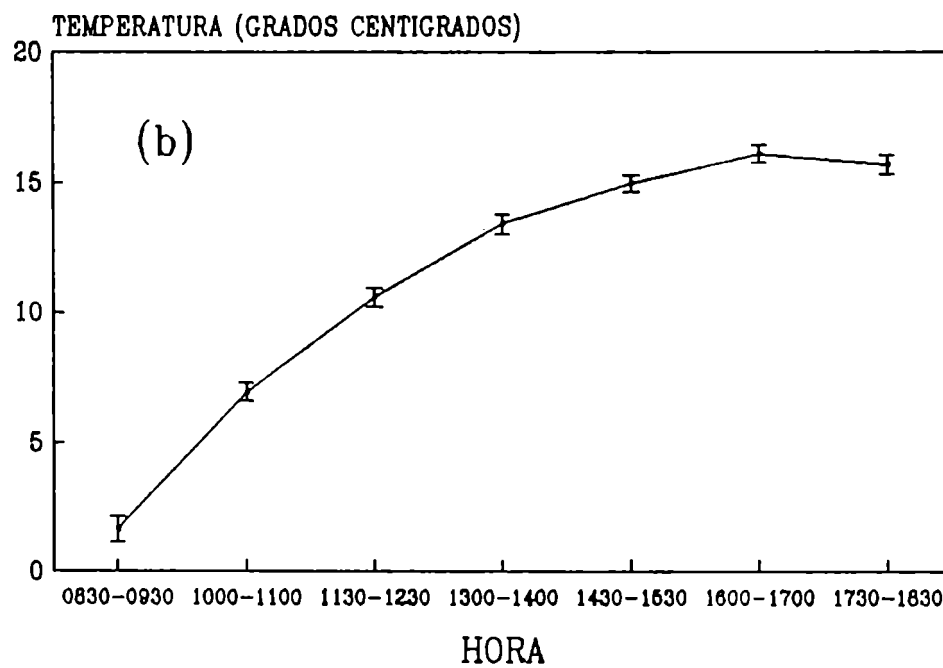


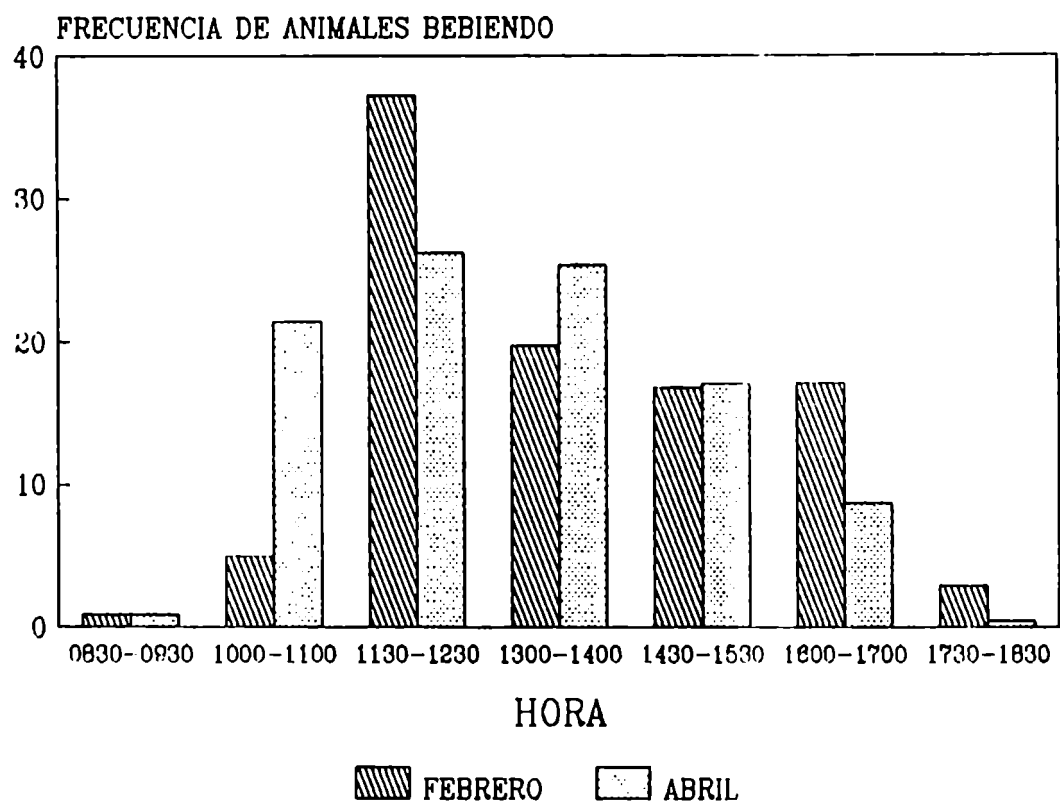
**Figura 5.4:** Frecuencias de las conductas (+ errores estándares) en función de variables climáticas. (a) humedad, (b) temperatura.





**Figura 5.3:** Promedios horarios (+ errores standards) de la temperatura y humedad a lo largo del día en abril. (a) humedad y (b) temperatura





**Figura 5.5:** Distribución de frecuencias de animales bebiendo en función de la hora del día.

estar echados. A medida que aumentó la temperatura, los animales fueron dejando de comer (ANOVA,  $F=13.14$ ,  $gl=181$   $p<0.0001$ ) y comenzaron a acharse (ANOVA  $F=34.03$ ,  $gl=181$ ,  $p<0.0001$ ) (figura 5.4b). Con respecto a la humedad, a medida que esta fue disminuyendo, los animales fueron dejando de comer (ANOVA,  $F=14.16$ ,  $gl=181$   $p<0.0001$ ) y comenzaron a acharse (ANOVA,  $F=17.96$ ,  $gl=181$   $p<0.0001$ ) (figura 5.4a).

### Animales bebiendo

Aquellos animales a menos de 5 U.V. de la aguada eran considerados en la actividad de beber. Tanto en febrero como en abril, se realizaron las comparaciones de la frecuencia de animales bebiendo en función de la hora del día y la frecuencia que se esperarían si las variaciones en el número de animales fueran aleatorias. Se encontró que la distribución de frecuencias de los animales en el agua no fue al azar sino que la conducta tuvo un máximo alrededor del mediodía (Prueba de Kolmogorov Smirnov, febrero:  $D=0.22$ ,  $p<0.01$ ; abril:  $D=0.20$ ,  $p<0.01$ ). Estos resultados se resumen en la figura 5.5.

### DISCUSION

La disminución de la humedad y el aumento de la temperatura a lo largo del día son características climáticas que se mantienen tanto en febrero (pico de la temporada reproductiva) como en abril. En febrero, el clima es más cálido, húmedo y lluvioso. En abril, las condiciones son mas críticas, disminuye la temperatura, el ambiente se vuelve muy seco, comienzan los vientos y en general se inician las características invernales.

En un trabajo realizado en pasturas puneñas, Pfister y colaboradores (1989) determinaron una disminución de la biomasa en pie y del porcentaje de proteína cruda en la vegetación desde marzo hacia el invierno, o sea hacia la temporada seca. Estos autores concluyeron que las pasturas puneñas tienen acumulaciones de biomasa sólo en la temporada húmeda.

En abril, aumentó la frecuencia de forrajeo en relación a febrero, lo que podría ser consecuencia de esta disminución de las características nutricionales de la vegetación y/o de la necesidad de incorporar reservas para el invierno. En el reno (Rangifer tarandus) también la frecuencia de alimentación en verano es menor que en otoño y en general que en el resto del año (Erkinaro et al. 1983). En los ungulados africanos, los animales aumentan el tiempo que comen cuando los vegetales disminuyen su cantidad y calidad (Leuthold 1977).

En abril las crías de vicuña ya comen en los territorios de las familias. La disminución de la calidad nutricional y la incorporación de las crías comiendo en el territorio, aumentaría la necesidad de vigilancia y por lo tanto encontramos más frecuencia del comportamiento de alerta.

Las conductas de desplazamiento se mantuvieron en una frecuencia similar en febrero y en abril. En general los ungulados territoriales no varían la cantidad de movimientos estacionalmente (Estes 1974). En las vicuñas el acceso al alimento no es consecuencia de desplazarse sino de permanecer en una zona y defenderla. Tanto los machos como las hembras se alimentan en sus territorios.

En febrero, las conductas estuvieron influenciadas por la hora y no por los valores que tomaron las variables ambientales a lo largo del día, posiblemente debido a que es la época más benigna del año. El forrajeo tuvo una frecuencia bimodal, con un pico a la mañana temprano y otro a la tarde. Estos dos períodos de pastoreo son similares al de otros rumiantes (Arnold 1962, Squires 1971). Por ejemplo, los caribúes tienen dos momentos del día de mayor frecuencia de alimentación alrededor de las 0830 hs y a las 17-1800 hs (Bergerund 1974). A medida que transcurrió la

mañana las vicuñas fueron dejando de comer, comenzaron a echarse y se desplazaron hacia el agua en las horas del mediodía. Durante la tarde existió una frecuencia máxima de animales echados entre las 1400 hs. y las 1600 hs. que coincidió con los períodos de descanso citados para otros ungulados (Squires 1971, Walther 1973, Garrido et al 1981). Luego, la frecuencia de animales comiendo volvió a aumentar y la de animales echados y desplazándose a disminuir. También fue menor el comportamiento de alerta.

En abril no existió una relación horaria, pero si una fuerte relación entre las variables climáticas y las conductas. "Comer" disminuyó con la disminución de la humedad y el aumento de la temperatura, mientras que "estar echado" aumentó con la disminución de la humedad y el aumento de la temperatura. O sea las frecuencias de estas dos conductas son inversas y ambas están relacionadas con las condiciones climáticas. Durante los momentos que los animales están echados la termorregulación es menos efectiva (Parmegiani 1977) y pueden ganar o perder calor. En el caso de las vicuñas, éstas ganarían calor ya que se echaron en los momentos de mayor temperatura y menor humedad. También aumenta la frecuencia cuando hay sol (Koford 1957).

En general comer y estar echados son conductas relacionadas recíprocamente (Koford 1957, Franklin 1974). En su relación con el agua, los animales bebieron al mediodía igual que en febrero, lo que es esperable ya que deben tomar agua todos los días (Franklin 1974).



## CAPITULO SEIS

### Asignación de tiempo a distintas actividades

## INTRODUCCION

Los animales dividen su tiempo entre distintas conductas de manera tal de suplir las necesidades de crecimiento, reproducción y mantenimiento. El tiempo es un recurso limitado (Bekoff y Wells 1981) y durante la temporada reproductiva, con el aumento de las demandas energéticas, la asignación de tiempo a distintas conductas es determinante para el éxito reproductivo individual (Salathé y Boy 1987). El tiempo dedicado a diferentes comportamientos se relaciona con variables como la distribución de alimento, organización social, status en relaciones de dominancia, sexo y edad de los animales (Bekoff and Wells 1981, Terborgh 1983, Leger et al. 1983).

Los herbívoros pueden aumentar la eficiencia de la alimentación seleccionando las especies vegetales y/o sus partes, o bien aumentando el tiempo que forrajea (Moen 1973). La vicuña habita un área con vegetación bastante homogénea y pobre a nivel nutricional, por lo que su habilidad para incrementar nutrientes estaría relacionada directamente con el tiempo que pasa comiendo. Esta relación tiempo-nutrientes ocurre en ovejas (Allen y Wittaker 1970) y vacas (Stobbs 1970) forrajeando en ambientes áridos con pasturas naturales pobres.

En aquellas especies territoriales, la energía que utilizan los machos en la defensa territorial, y los riesgos que corren son muy difíciles de medir en el campo por lo que una buena unidad conductual para cuantificar el comportamiento territorial es el **tiempo** dedicado a la defensa y mantenimiento del territorio (Wolf y Hainsworth 1971, Kleinman 1981). Si bien existe una **defensa** directa del territorio a través de interacciones agresivas (ver el capítulo 7 de esta tesis), el macho territorial también realiza conductas dentro del territorio que se relacionan con el **mantenimiento** del mismo y su unidad de muestreo es el tiempo asignado a estos comportamientos. Dentro de estas conductas encontramos "caminar" y "estar alerta" (Koford 1957, Franklin 1974).

**Objetivos:** (a) Comparar la asignación de tiempo que los animales realizan a distintas actividades en función del sexo y el status social. (b) Relacionar la asignación a las distintas actividades de los machos territoriales individualizados en función del número de hembras y crías de los grupos.

### METODO

Se realizaron tres campañas, en febrero (pico de la temporada reproductiva) y en abril (fin de la temporada) de 1988; y en enero (previo a los partos, con hembras preñadas y sin crías) de 1990. Se registraron 212 horas, 162 en 1988 y 50 en 1990.

Se realizaban observaciones diarias desde las 0830 hs. hasta las 1800 hs., excepto cuando por fuertes tormentas debía interrumpirse el registro. Se determinaba al azar el animal a registrar. Los machos registrados estaban individualizados ( $n=8$ ). En enero el criterio utilizado para determinar que una hembra estaba preñada ("con panza") era cuando la panza llegaba a la altura de la rodilla posterior.

Se utilizó el método de muestreo estandarizado de animal focal (Altmann 1974) y de registro 0-1 por minuto, en animales seguidos durante media hora. El comportamiento de alerta se medía como número de ocurrencias en un minuto. Se registraba: (a) día y hora, (b) identificación del animal seguido, (c) composición del grupo familiar y (d) presencia-ausencia en cada minuto de observación de las conductas de estar echado, caminar, correr, comer y estar alerta. En la conducta "estar alerta" se mide la presencia y el número de ocurrencias por minuto.

Se calcularon las probabilidades medias de ocurrencia (PMOs) por minuto de las distintas conductas en cada registro como:

PMO =  $\frac{\text{minutos en los que ocurrió la conducta}}{\text{total de minutos de registro}} \times$

## RESULTADOS

### Comparaciones generales

En 1988 se realizaron comparaciones entre las PMOs de cada conducta en machos territoriales, hembras y animales solteros, con ANOVAs (figura 6.1). No se encontraron diferencias significativas en el comportamiento "estar echado" entre los distintos tipos de animales. Se encontraron diferencias en "caminar" ( $F=7.05$ ,  $p<0.005$ ), "correr" ( $F=24.6$ ,  $p<0.005$ ), "comer" ( $F=5.31$ ,  $p<0.005$ ) y "estar alerta" ( $F=36.82$ ,  $p<0.005$ ).

Se realizaron Contrastes de Scheffé para cada comportamiento, resultando que: (a) las hembras caminaron menos que los machos ( $E=0.036$ ,  $p<0.05$ ), (b) los solteros corrieron más que las hembras y los machos territoriales ( $E=0.14$ ,  $p<0.05$ ). (c) las hembras comieron más que los otros animales y (d) los machos territoriales estuvieron más tiempo alerta que las hembras y los machos solteros ( $E=0.12$ ,  $p<0.05$ ).

En enero (mes previo a la temporada reproductiva) se compararon las PMOs de aquellos animales sub-adultos de un año ( $n=35$ ) que aún pertenecían a las familias y se lo comparó con el PMO promedio de hembras ( $n=66$ ). No se encontraron diferencias excepto en la conducta correr, donde los sub-adultos corrieron más que las hembras (ANOVA  $F=28.89$ ,  $gl=99$ ,  $p<0.005$ ). También se compararon las PMOs de hembras "con panza" ( $n=34$ ) y hembras "sin panza" ( $n=32$ ) con ANOVAs. Sólo se encontraron diferencias en los comportamientos comer y estar echada. Las hembras "preñadas" comieron más que las hembras "sin panza" ( $n=35$ ) (ANOVA  $F=25.99$ ,  $gl=64$ ,  $p<0.005$ ) y estuvieron menos tiempo echadas (ANOVA  $F=4.86$ ,  $gl=64$ ,  $p<0.05$ ).

### Machos territoriales

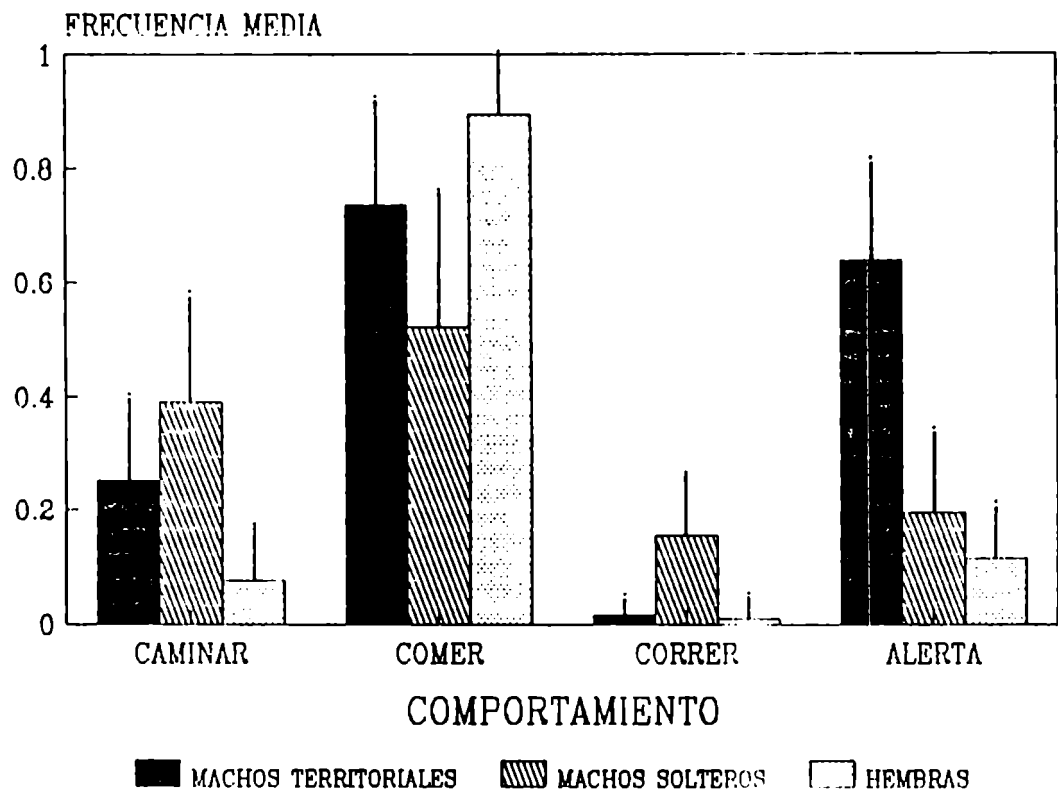
Se realizaron regresiones lineales entre las PMOs de cada una de las conductas de los machos con territorios y el número de hembras y crías de las familias. Se realizó un ANOVA de la regresión en cada caso con un nivel de significación del 5%.

No existió una relación entre el tiempo que los animales estuvieron echados o corrieron (las corridas agresivas se identificaban como agresión y no fueron tomadas en cuenta en este análisis, ver capítulo 7) y el número de hembras y crías en el grupo familiar.

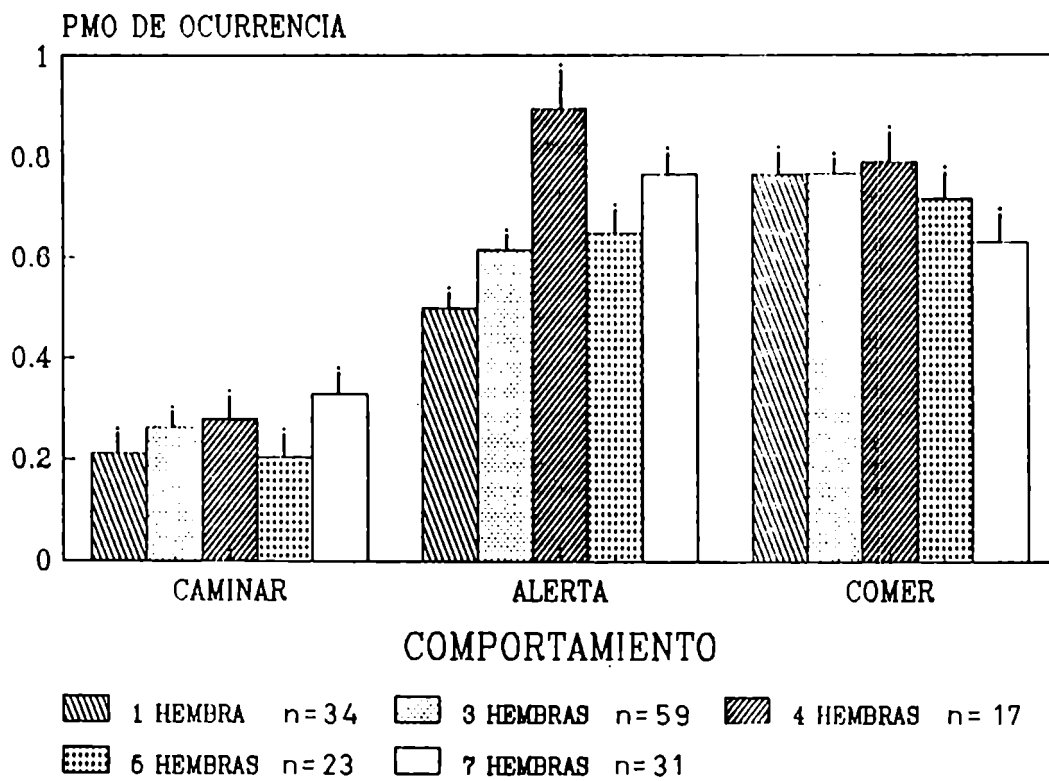
En cambio, en los comportamientos "caminar" y "estar alerta" existió una relación altamente significativa con el número de crías. Los machos con más crías tuvieron PMOs de estas conductas más altos (figura 6.2). Un fenómeno inverso ocurrió con la conducta "comer": los machos con dos crías comieron menos que aquellos con una o ninguna.

Las relaciones entre las distintas conductas y el número de hembras fue similar a la encontrada con las crías (figura 6.3). Los machos territoriales aumentaron su PMO de "caminar" y "estar alerta" en función del número de hembras del grupo reproductor y disminuyeron en cambio el comportamiento comer, sobre todo en aquellos grupos con más de 4 hembras. Para analizar específicamente este cambio de la conducta de los machos territoriales con un número mayor de cuatro hembras se realizaron ANOVAs para comparar entre las frecuencias de los comportamientos "comer" y "estar alerta" en aquellos registros de grupos con menos de cuatro hembras ( $n=102$ ) y en aquellos de más de cuatro hembras ( $n=54$ ). Se encontró que los machos comieron menos y estuvieron más tiempo alertas en los grupos más grandes ( $gl=154$ , alerta:  $F=8.89$ ,  $p<0.005$ ; comer:  $F=5.53$ ,  $p<0.025$ ).

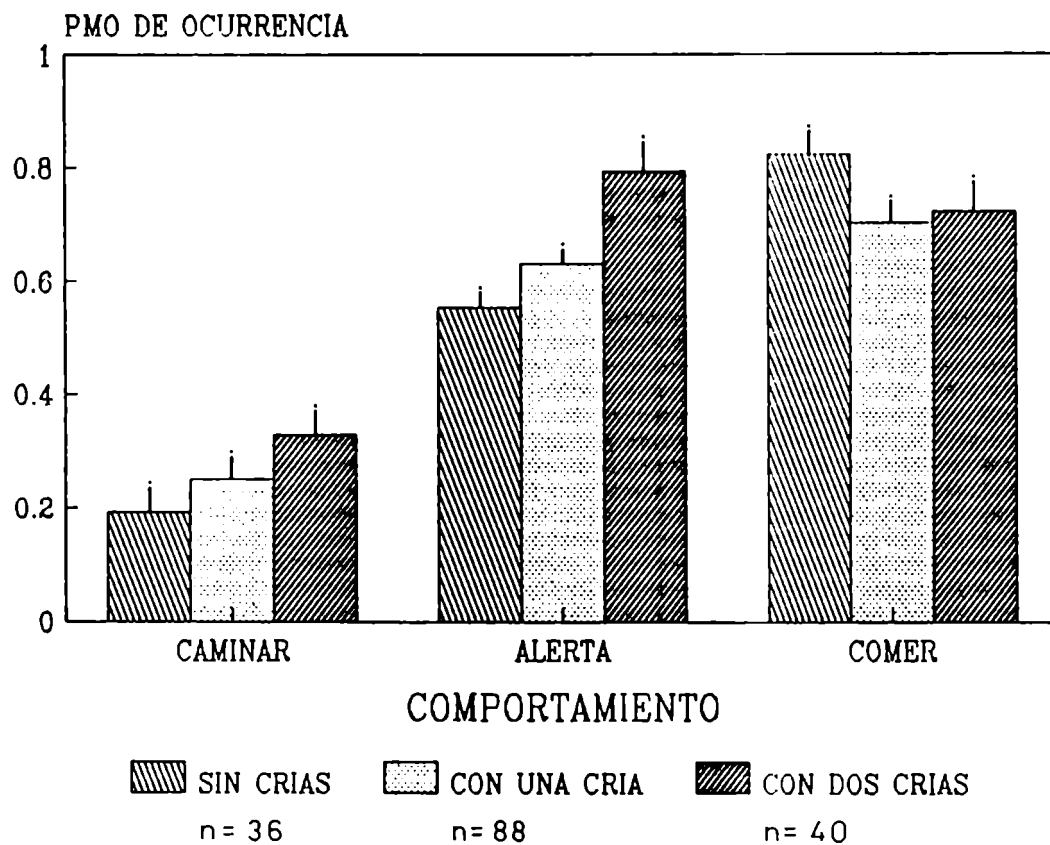
### DISCUSION



**Figura 6.1:** Frecuencias medias (+ desvíos estándares) de distintas actividades en función de las características de los animales.



**Figura 6.3:** PMOs promedio (+ errores estándares) de las conductas de los machos territoriales en función del número de hembras de su grupo familiar.



**Figura 6.2:** PMOs promedio (+ errores estándares) de las conductas (comer, caminar y estar alerta) de los machos territoriales en función del número de crías de sus familias.



Para las hembras de mamíferos, el aumento del éxito reproductivo está relacionado con la transferencia de recursos alimentarios del ambiente al embrión durante la gestación y/o a la cría durante la lactación (Clutton-Brock et al. 1982). Esto significa que la necesidad de nutrientes en la época reproductiva es muy alta para las hembras y no es sorprendente encontrar que las hembras de vicuña coman el 90% del tiempo durante las horas de luz, que coman más de lo que lo hacen los machos, ni que las hembras "con panza" coman más que las hembras "sin panza". Las diferencias sexuales en la actividad alimentaria son similares a las de otros ungulados (David 1973, Spinage 1982) y a las obtenidas para vicuñas en otras zonas de su distribución (Bosch 1984, Glade y Cattán 1987). Las yeguas silvestres comen aproximadamente el 80% de su tiempo, mientras que los machos lo hacen aproximadamente el 60% (Rubenstein 1986). Las hembras de ciervos consumen más forraje que los machos (Staines y Crisp 1978, Staines et al. 1982) y las hembras de ciervo de cola blanca pastorean el doble de tiempo que los machos, aunque ambos sexos ramonean la misma cantidad de tiempo (Beier 1987).

Encontrar porcentajes de tiempo muy elevados asignados al pastoreo es común en los animales de ambientes inhóspitos. Tomando ambos sexos juntos, los renos de la tundra comen el 70% de su tiempo (Persens et al. 1983) y descansan el resto del tiempo. Los camélidos domésticos pastorean aproximadamente un 80% del tiempo (82.1% para llamas y 80.8% para alpacas; en marzo) (Pfister et al. 1989).

En un trabajo realizado por Glade y Cattán (1987) en Chile encontraron que los machos de vicuña comen aproximadamente entre el 84-98% de su tiempo, mientras que las hembras lo hacen entre el 89 y 97%. Bosch (1984) encontró que las hembras de vicuña comen 9.4 por cada 10 minutos de observación, mientras que los machos lo hacen entre 6.8 y 8 minutos. Este mismo autor encontró que las hembras que estaban amamantando comen más que las que no tienen crías. Cajal (1985) observó una hembra en un corral y determinó que comió aproximadamente el 80 % de su tiempo.

En resumen, durante el período reproductivo, las diferencias en el tiempo que comen machos y hembras es un fenómeno generalizado en los ungulados y probablemente esté asociado a las diferencias sexuales en la inversión parental.

Los sub-adultos (animales de aproximadamente un año nacidos en la temporada anterior) que estaban en las familias invirtieron su tiempo en distintas actividades de una manera similar a las hembras, pero corrieron más debido probablemente a las agresiones de machos territoriales y de hembras.

Los animales solteros corrieron más que los familiares ya que fueron expulsados de las zonas de los territorios con mucha frecuencia.

Los comportamientos asociados al mantenimiento territorial (caminar y estar alerta) fueron realizados por los machos territoriales significativamente más tiempo que por las hembras de sus familias. Aún más, se obtuvo una relación positiva entre estas conductas de los machos y el número de hembras y crías. Por lo tanto, se puede afirmar que el **esfuerzo de apareamiento** (Low 1978), es decir la inversión en tiempo y energía realizada para obtener pareja, y **la inversión parental** del macho aumentaron proporcionalmente con el tamaño de la familia.

Sólo los machos territoriales se reproducen (Koford 1957, Franklin 1983), por lo tanto los beneficios de la obtención y manutención de una familia son obvios. El costo sería el tiempo utilizado en conductas que implican riesgos como la defensa activa, caminar y estar alerta. Existe un costo adicional que es el tiempo que por razones territoriales el macho **no** utiliza para alimentarse. Existió una relación entre el número de hembras y la disminución del tiempo que los animales comieron. Hasta cuatro hembras, la disminución fue poco notoria, pero a partir de cuatro hembras el costo de la defensa se intensifica. Este resultado estaría indicando un límite superior en el número de hembras que un macho puede defender exitosamente y que el balance entre costos y beneficios de la defensa de un grupo familiar alcanza un valor máximo en un número intermedio de hembras (entre 3 y 4).

## CAPITULO SIETE

### Agresiones entre vicuñas

Relación entre la frecuencia y nivel de las agresiones con el  
sexo, edad y status social de los animales intervinientes

## INTRODUCCION

Dentro de los ungulados, la defensa de una zona o "territorialidad" es un fenómeno común en los antílopes, algunos equinos, rinocerontes y camélidos (Owen-Smith 1977) (ver la discusión del concepto de territorialidad en el capítulo 4). Generalmente esta defensa es sólo exhibida por algunos machos adultos de la población y las hembras restringen sus movimientos a las zonas defendidas. Las hembras se mantienen dentro de los territorios, o bien porque estos poseen recursos que ellas necesitan (poliginia de defensa de recursos) o bien porque el macho restringe los movimientos de las mismas y las "arrea" evitando su dispersión (poliginia de defensa de hembras o "harén") (Emlen y Oring 1977).

La agresión es el mecanismo por el cual se logra la exclusión reproductiva de otros machos y por lo tanto es una medida de la "selección intrasexual" (Howard 1979). Una consecuencia evolutiva de este tipo de selección es que en la mayoría de los ungulados se puede observar el desarrollo de caracteres sexuales secundarios asociados a la agresión, como ser cornamenta, mayor tamaño y peso. Por ejemplo, en el ciervo colorado (Cervus elaphus), estudios de largo plazo han relacionado inequívocamente al éxito reproductivo de los machos con su habilidad para pelear (Clutton-Brock et al. 1979) y por lo tanto controlar el comportamiento de otros animales como ser hembras, machos jóvenes y machos maduros.

El comportamiento agresivo en las hembras cumple una función diferente que en los machos. En el capítulo anterior se mencionó que las hembras de vicuña comen más que los machos y la competencia directa entre hembras por recursos alimentarios o espaciales es común en los mamíferos (Thouless y Guinness 1986), especialmente en la temporada reproductiva. También es por medio de la agresión que éstas acceden a los mismos (Altman 1952, Clutton-Brock et al. 1976, 1986, Dasman y Tabor 1956, Espmark 1964, Ozoaga 1972). Se ha demostrado en algunas especies la

relación existente entre la agresión de la madre y el número de orias y/o la supervivencia de las mismas. (Boness et al 1982, Christenson y Le Boeuf 1978, Dunbar y Dunbar 1977, Vilá y Cassini 1990).

**Objetivos:** (a) Analizar las interacciones agresivas entre las vicuñas en función del sexo, la edad y las características sociales y familiares de los animales intervinientes. (b) Relacionar el nivel de la agresión con el estatus social de los intervinientes.

## METODO

Los datos se obtuvieron en las dos campañas de 1988. La de febrero (pico de la temporada reproductiva) y abril (fin de la temporada reproductiva). Con un total de 162 horas de observación.

Se realizaban observaciones diarias desde las 0830 hs. hasta las 1800 hs., excepto cuando por fuertes tormentas eléctricas se debía interrumpir el registro. Se registraban todas las interacciones agresivas visibles desde el mangrullo con el método de muestreo estandarizado de "Todas las ocurrencias" (Altman 1974). Es decir, se paneaba la zona permanentemente y se registraban las agresiones que ocurrían. Se registraron 719 interacciones agresivas, 357 en febrero y 362 en abril.

La descripción completa de una agresión incluía: (a) fecha y hora, (b) identidades y estatus (macho territorial, macho soltero solitario o de tropa, hembra, sub-adulto) del iniciador y del receptor de la agresión, (c) descripción del grupo familiar al cual pertenecían los intervinientes, (d) intensidad de la agresión, (e) resultado de la misma.

Las interacciones agresivas registradas fueron clasificadas en:

**Nivel 1:** El iniciador camina o corre hasta acercarse al receptor, queda inmóvil con postura del cuerpo erecto, cola levantada y orejas retraídas o levantadas. No hay contacto físico. Es principalmente una amenaza (figura 7.1). Si el iniciador es hembra generalmente va acompañada de escupidas (figura 7.2).

**Nivel 2:** El iniciador corre en dirección al receptor acercándose, puede pegar patadas y estirar el cuello intentando morderlo (figura 7.3).

**Nivel 3:** El iniciador corre y embiste al receptor, los animales pueden quedar parados sobre las patas posteriores pegando con las anteriores. Generalmente hay entrecruzamiento de cuellos con mordiscos en los flancos, cara y cuello. Puede haber embestidas con el pecho (figura 7.4).

Según las características sociales de los iniciadores y receptores, las agresiones se clasificaron en seis tipos:

- a) macho territorial a macho territorial : MT-MT
- b) macho territorial a macho soltero : MT-MS
- c) macho territorial a sub-adulto de un año : MT-SA
- d) macho territorial a hembra : MT-H
- e) iniciadas por machos solteros : MS
- f) iniciadas por hembras : H

Se determinaron dos maneras de finalizar la agresión a través de la utilización de despliegues de sumisión: (1) alejarse y (2) doblar el cuello hacia atrás y levantar la cola.

## RESULTADOS

### Agresiones totales

La frecuencia de agresiones por hora (totales) en febrero ( $x=3.92$ ,  $s=1.49$ ) no difirió de la de abril ( $x=4.87$ ,  $s=1.33$ ) (t de Student,  $t=1.5$ ,  $gl=23$ ,  $p>0.05$ ).

**Figura 7.2:** Agresión de nivel 1 entre hembras. Ver explicación en el texto.

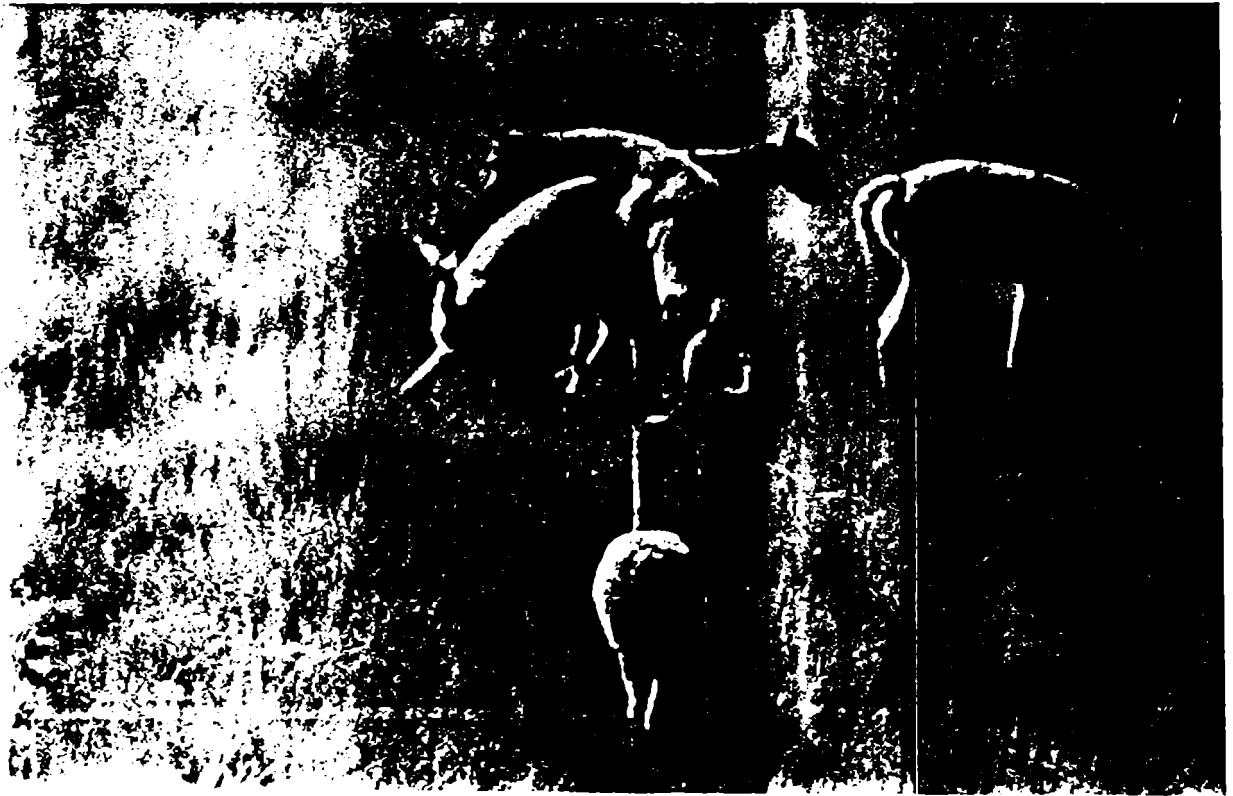


**Figura 7.1:** Agresión de nivel 1 entre machos territoriales. Ver explicación en el texto.





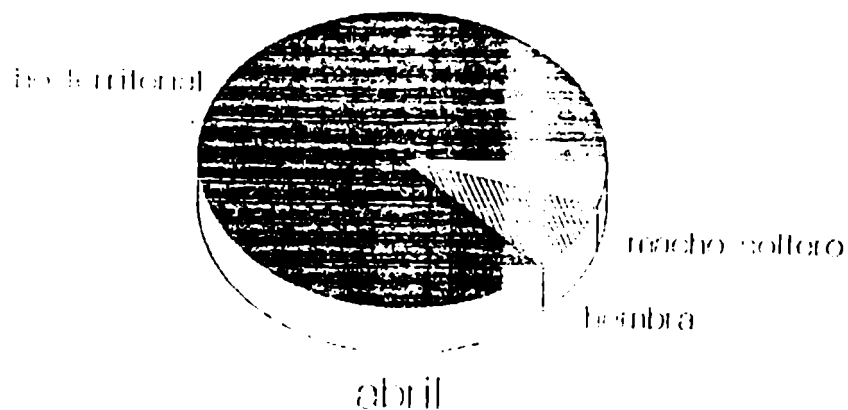
**Figura 7.4:** Agresión de nivel 3. Ver explicación en el texto.



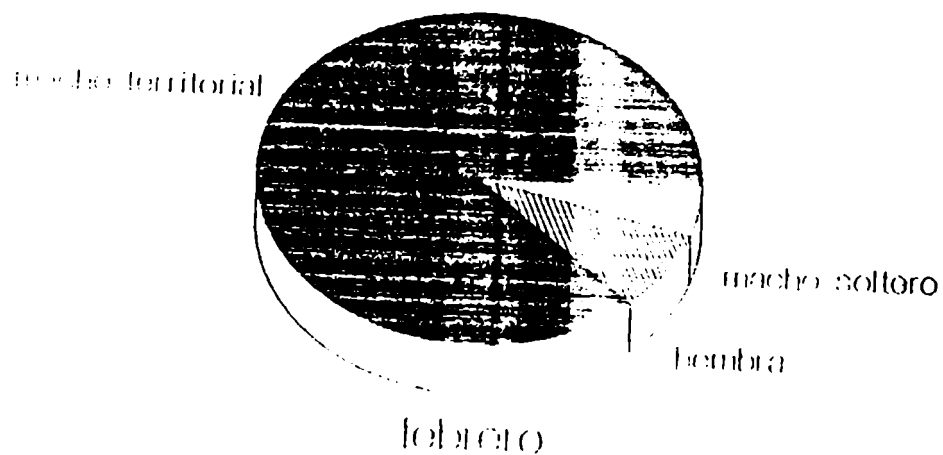
**Figura 7.3:** Agresión de nivel 2. Ver explicación en el texto.



# Porcentaje de agresiones por hora Iniciadores



**Figura 7.5:** Porcentajes de agresiones por hora en función de los iniciadores. Los machos territoriales iniciaron significativamente más agresiones que las hembras y los machos solteros.



### Iniciador de las agresiones

Se analizaron las frecuencias de agresiones en función de las características sociales de los iniciadores (machos territoriales, hembras y solteros) y del mes con ANOVAs de dos factores. Nuevamente no hubo diferencias entre los meses ( $F=2.4$ ,  $p>0.125$ ). Tampoco la interacción mes x iniciador fue significativa ( $F=0.9$ ,  $p>0.38$ ), pero sí hubo diferencias entre los distintos iniciadores ( $F=12.3$ ,  $p<0.005$ ).

Los machos territoriales iniciaron el 86% de las agresiones registradas, comenzando más agresiones que las hembras y los solteros (Figura 7.5) (Contrastes de Scheffé MT vs. H:  $E=15.56$ ,  $p<0.05$ , MT vs. MS:  $E=16$ ,  $p<0.05$ ), mientras que entre hembras y solteros no hubo diferencias en la frecuencia de inicio de agresiones (Scheffé  $E=0.004$ ,  $p>0.05$ ).

### Nivel de las agresiones

**Iniciadas por machos:** Se analizó la frecuencia de agresiones por hora que realizaron los machos en función del nivel y del mes (Tabla 7.1). Se realizó un ANOVA de dos factores (nivel x mes), y no se encontraron diferencias entre los meses ( $F=2.44$ ,  $p>0.123$ ) pero sí entre los niveles de agresión ( $F=24.1$ ,  $gl=69$ ,  $p<0.0001$ ) y la interacción fue significativa ( $F=14.6$ ,  $gl=69$ ,  $p<0.001$ ).

Se compararon las medias de cada nivel en los dos meses (Contrastes de Scheffé) y se encontró que: (a) No hubo diferencias entre febrero y abril en el nivel 1 de agresión ( $E=1.05$ ,  $p>0.05$ ), (b) los machos agredieron en el nivel 2 con mayor frecuencia en abril ( $E=4.6$ ,  $p<0.05$ ) y (c) y en el nivel 3 agredieron más en febrero ( $E=2.6$ ,  $p<0.05$ ).

También se realizaron Contrastes de Scheffé comparando los niveles de las agresiones que iniciaron los machos en cada mes: en febrero las agresiones de nivel 1 y 2 no mostraron

diferencias entre sí ( $E=1.81$ ,  $p>0.05$ ) y tampoco las agresiones de nivel 2 y 3 ( $t=0.74$ ,  $p>0.05$ ). Las agresiones de nivel 1 fueron más frecuentes que las de nivel 3 ( $E=2.6$ ,  $p<0.05$ ). En abril no hubo diferencias entre las agresiones de niveles 1 y 2 ( $E=1.8$ ,  $p>0.05$ ) pero sí entre estos niveles y el nivel 3 (N1 vs. N3:  $E=7.1$ ,  $p<0.05$ ; N2 vs. N3:  $E=5.2$ ,  $p<0.05$ ). Las agresiones de menor nivel fueron más frecuentes que las de nivel 3.

**Iniciadas por hembras:** Las hembras iniciaron menos agresiones que los machos (Figura 7.5). Con un ANOVA de dos factores no se encontraron diferencias entre las agresiones iniciadas en febrero y abril ( $F=0.98$ ,  $p>0.32$ ), ni en la interacción nivel por mes ( $F=1.4$ ,  $p>0.25$ ), pero sí en la comparación entre niveles ( $F=7.34$ ,  $gl=69$ ,  $p<0.001$ ) (Tabla 7.1). Las agresiones de nivel 1 y 2 fueron más frecuentes que las de nivel 3 (Scheffé,  $E=4.3$ ,  $p<0.05$ ) y no difirieron entre sí ( $E=1.8$ ,  $p>0.05$ ).

#### Dupla iniciador-receptor

La distribución de frecuencias de las distintas agresiones en función de la dupla iniciador-receptor puede observarse en la Figura 7.6. Esta distribución no difirió entre febrero y abril (Prueba de rangos de Wilcoxon,  $T=9$ ,  $d=4$  NS). En la Tabla 7.2 pueden observarse las frecuencias de los seis tipos de agresiones en relación con el nivel. En ambos meses se realizó una prueba de Chi cuadrado siendo ambas distribuciones diferentes a las esperadas por azar (Febrero:  $G=129.7$ ,  $gl=10$ ,  $p<0.05$ ; Abril:  $G=40.2$ ,  $gl=5$ ,  $p<0.05$ ). Los datos que aportaron más a la significación global de ambas distribuciones (análisis de los subconjuntos no significativos) fueron:

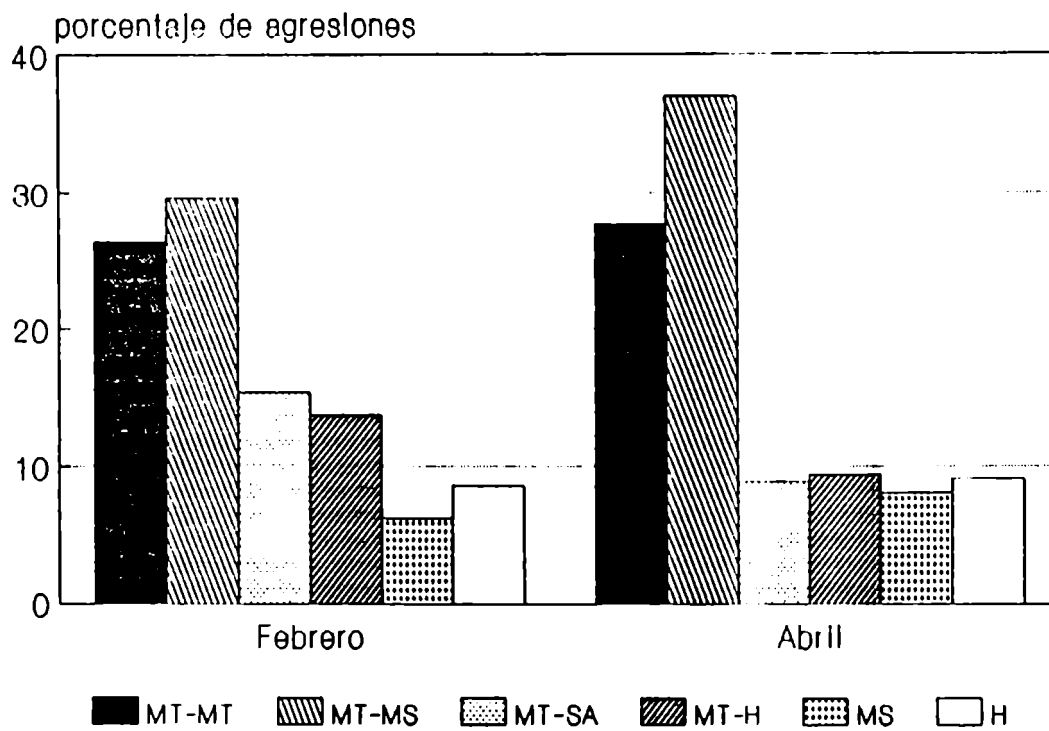
- a) MT-MT: Hubo una clara relación tipo/nivel: Los machos territoriales se agredieron entre sí con una alta frecuencia pero con un bajo nivel de agresión.
- b) MT-MS: Los machos territoriales agredieron a solteros con mucha frecuencia en un alto nivel (en febrero nivel 3 y en abril nivel 2)
- c) En febrero: La agresión de nivel 3 entre hembras fue muy baja.

NIVEL	:	MACHOS		:	HEMBRAS	
		febrero	abril		febrero	abril
1	:	1.54 (.54)	1.89 (.59)	:	0.14 (.17)	0.27 (.21)
2	:	1.11 (.57)	2.47 (1.2)	:	0.12 (.22)	0.14 (.18)
3	:	0.94 (.62)	0.06 (.11)	:	0.03 (.07)	0

**Tabla 7.1:** Frecuencia de agresiones por hora en machos y hembras y en febrero y abril en relación al nivel. En los machos no existieron diferencias entre los meses, pero sí entre los niveles y en la interacción nivel x mes. En las hembras no existieron diferencias entre meses, ni interacción nivel x mes, hubo diferencias en el nivel.

TIPO DE AGRESION	Febrero			Abril	
	N1	N2	N3	N1	N2
MT-MT	66	22	6	64	36
MT-MS	23	22	61	39	95
MT-SA	14	33	8	13	19
MT-H	30	17	2	13	21
MS	5	7	10	9	17
H	13	14	4	23	10

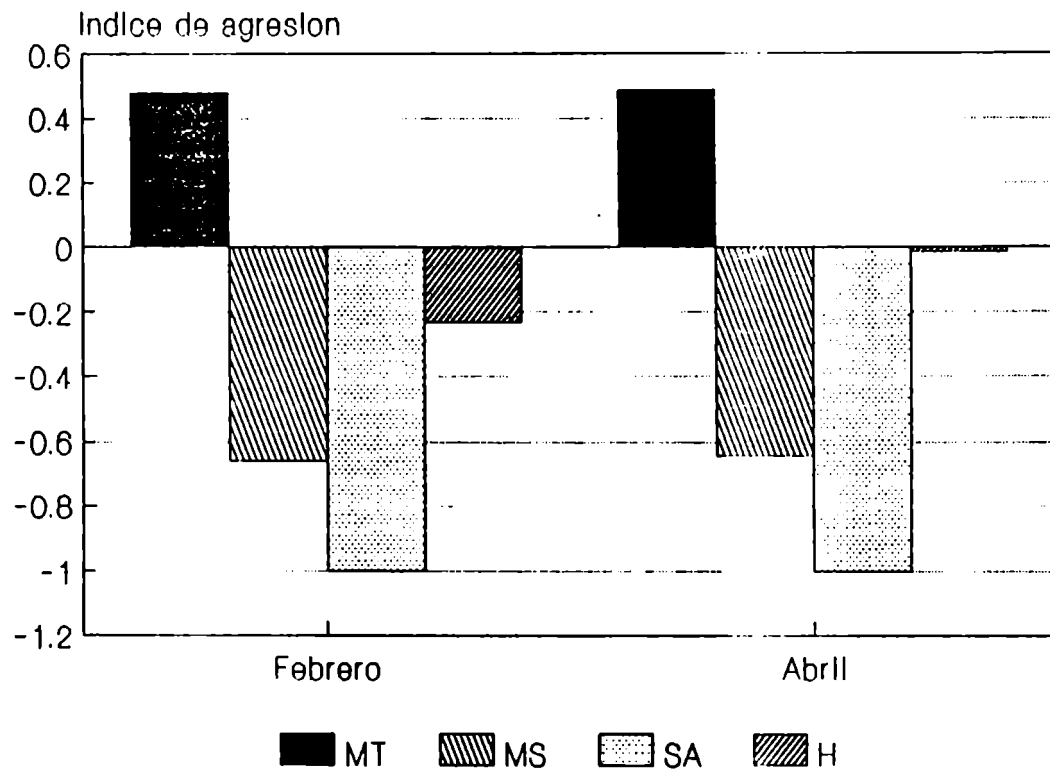
**Tabla 7.2:** Frecuencia absoluta de agresiones de las distintas duplas iniciador-receptor. En abril la cantidad de celdas de N3 vacías superaba lo tolerable por el método por lo cual fue eliminada. Febrero:  $X^2 G=129.7$   $gl=10$   $p<.05$ . Abril:  $X^2 G=40.2$   $gl=5$   $p<.05$ .



Distribucion de frecuencias de los  
distintos tipos de agresiones

**Figura 7.6:** Porcentajes de los distintos tipos de agresiones en función de la dupla iniciador-receptor. La distribución fue similar en febrero y abril.





Indice de agresion  $(I-R)/(I+R)$  segun  
la caracteristica de los animales

**Figura 7.7:** Relación entre las agresiones iniciadas y recibidas (índice Ag.) por los distintos tipos de animales de la población.

d) En abril: Las pocas agresiones iniciadas por solteros fueron de alto nivel.

#### Tipo de agresión en función de caracteres sociales, sexo y edad

Para analizar la relación entre las agresiones emitidas y recibidas por un animal. Se estimó el siguiente índice:

$$Ag = I - R / I + R$$

Donde I = agresiones iniciadas y R = agresiones recibidas. Este índice varía entre +1 (animal que sólo inicia agresiones y nunca recibe agresiones) y -1 (animal que sólo recibe agresiones). Un animal que emite tantas agresiones como las que recibe tendrá un  $Ag=0$ . En la Figura 7.7 se pueden observar los Ag de distintos tipos de animales. Los machos territoriales fueron los únicos que emitieron más agresiones que las que recibieron (tienen  $Ag>0$ ). Luego las hembras recibieron apenas más agresiones que las que emitieron, los solteros fueron bastante agredidos y los sub-adultos sólo recibieron agresiones ( $Ag=-1$ ).

**Machos territoriales:** Se estimó el índice Ag de las agresiones MT-MT en función del número de hembras y existió una relación positiva entre el tamaño de la familia y el Ag en febrero (Figura 7.8). En abril, y comparando con el número de crías no se obtuvo esta relación.

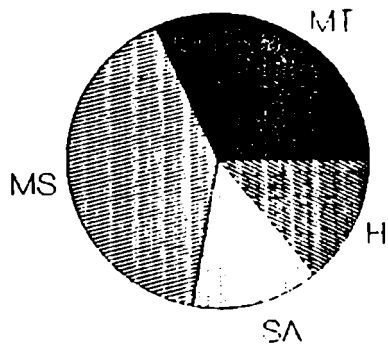
En la Figura 7.9a, se observan los porcentajes de agresiones que emitieron y recibieron los machos territoriales. Las agresiones hacia solteros fueron un 41% hacia animales solitarios y el resto hacia animales en tropas. Las agresiones hacia sub-adultos cambiaron notablemente entre febrero y abril (Figura 7.10). En febrero la agresión hacia sub-adultos de la propia familia fue del 37.5 % y en abril disminuyó al 10.7% (figura 7.10), la agresión hacia sub-adultos de familias vecinas también disminuyó (de 10.4% a 1%) y la agresión hacia sub-adultos solitarios aumentó en abril (de 52.1% a 88.3%).

Con respecto a las hembras, los machos territoriales agredieron más a las hembras propias en febrero que en abril (de

## Los machos territoriales

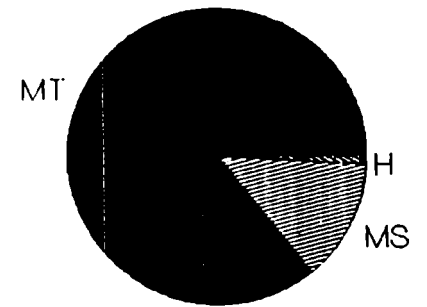
Agreden a:

a.



## los machos territoriales

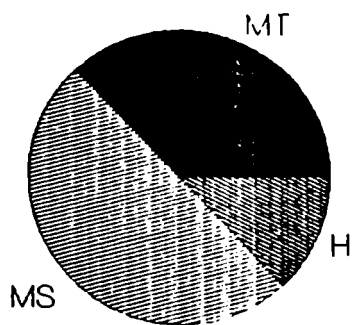
son agredidos por:



## Los machos solteros

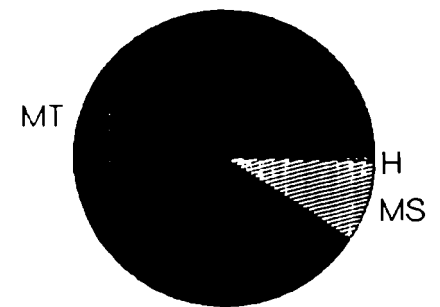
Agreden a:

b.

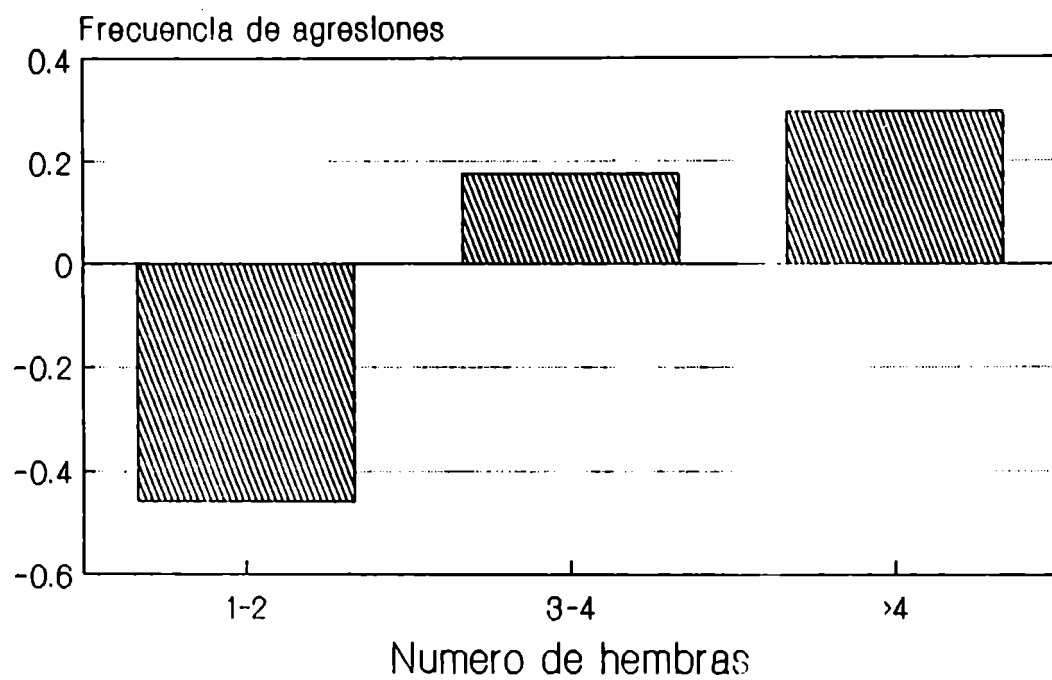


## Los machos solteros

Son agredidos por:

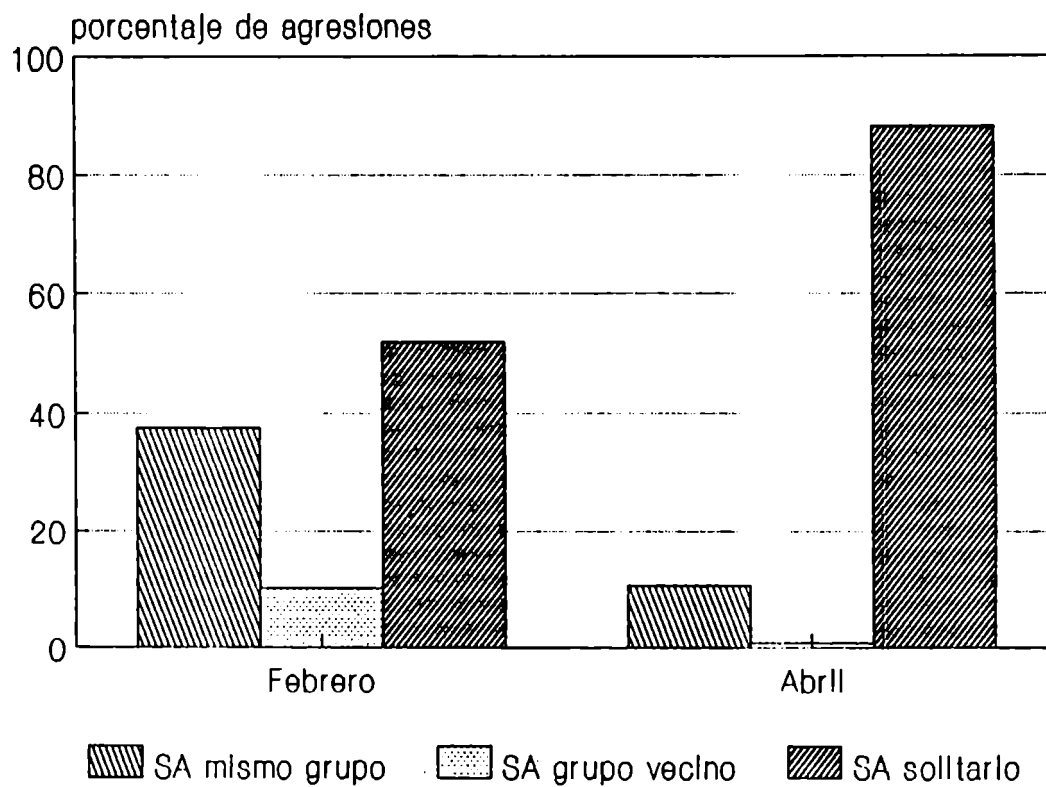


**Figura 7.9:** Porcentaje de agresiones emitidas y recibidas por los distintos tipos de animales. 7.9a: machos territoriales. 7.9b: solteros.



Agresiones entre machos territoriales en  
funcion del numero de hembras, en  
febrero.

**Figura 7.8:** Indice Ag (relación entre las agresiones iniciadas y recibidas) entre machos territoriales en febrero.



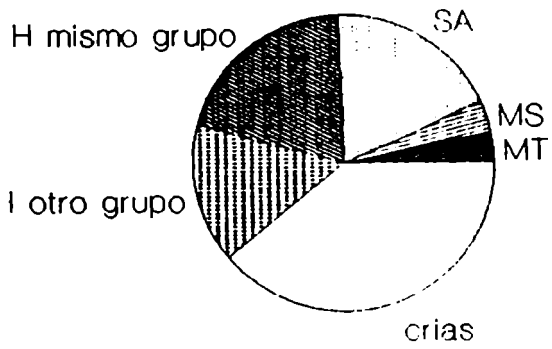
Agresiones de MT hacia SA en febrero y abril (en porcentaje)

**Figura 7.10:** Porcentaje de agresiones iniciadas por los machos territoriales hacia sub-adultos.

## Las hembras

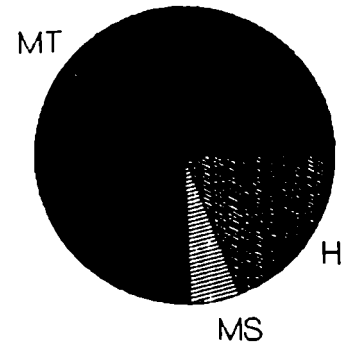
Agreden a:

C.



## Las hembras

Son agredidas por:



## Los subadultos

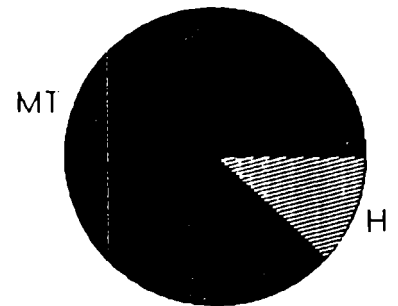
Agreden a:

d.

nadie

## Los subadultos

Son agredidos por:



**Figura 7.9:** Porcentaje de agresiones emitidas y recibidas por los distintos tipos de animales. 7.9c: hembras. 7.9d: sub-adultos.

perdedor de una contienda por sus conductas de sumisión. En el 88.5% de los casos el receptor fue subordinado frente al iniciador. Las crías de un año fueron subordinados en el 100% de las agresiones que recibieron mostrando la segunda forma de sumisión; muchas veces corrieron junto a sus madres y la madre también fue agredida.

En el 11.5% de las agresiones entre machos se observó que el receptor agredió posteriormente al iniciador. Entre los machos territoriales las agresiones finalizaron con una marcación de los límites (37.5%) (Figura 7.1). En el 50% de los casos el macho territorial agredido se alejó del límite del territorio y en un 12.5% la consecuencia de la agresión fue el pasaje de crías de un grupo a otro, fenómeno que originó más agresiones cuando las madres intentaron acercarse a sus crías o bien agredieron a crías extrañas.

En la agresión MT-MS se observó que en el 100% de los casos los machos solteros fueron subordinados: en un 80% se alejaron y en un 20% originaron fisiones en los grupos de solteros.

La mayoría de las agresiones entre hembras finalizaron con el alejamiento (dentro del mismo grupo) de la receptora.

#### Algunas agresiones con características particulares

Algunas agresiones involucraron más de dos animales: En seis oportunidades se observó a cuatro machos territoriales agrediendo sucesiva o simultáneamente a tropas de solteros. En dos oportunidades se vió a hembras alejando, junto con el MT, a solteros.

La movilidad entre grupos de las crías, podía originar series de agresiones, Un caso fue el de dos familias vecinas, familia GRA (1-7-1-2) y familia CLA (1-2-0-1): El macho-CLA agredió a nivel 1 al MT-GRA, la familia GRA se alejó y la cría de un mes de CLA se integró a la familia GRA. La madre de la cría caminó hacia el límite del territorio. El macho-CLA la agredió a nivel 1, reintegrándola al territorio. El desplazamiento del macho CLA hacia los límites originó una agresión de parte del macho GRA a

45.8% a 27.1%), la agresión hacia hembras vecinas aumentó (52.5% a 61.1%) y siempre que se acercaron hembras solitarias con crías estas fueron agredidas (n=12).

Los machos territoriales fueron agredidos principalmente por otros machos territoriales (85.5%) y en mucho menor grado por solteros (13.5%) y hembras (1%).

**Animales solteros:** Las frecuencias de agresiones que recibieron y emitieron los solteros se representan en la Figura 7.9.b. Los solteros que iniciaron agresiones fueron principalmente los solitarios (88.5%). Las agresiones dentro de las tropas de solteros fueron muy frecuentes y no se observó que los solteros adultos agredan a sub-adultos de un año.

Los animales solteros fueron agredidos casi exclusivamente por los machos territoriales (90.7%).

**Hembras:** Las frecuencias de agresiones que recibieron y emitieron las hembras pueden observarse en la Figura 7.9.c. Los receptores de las agresiones de las hembras fueron crías de familias vecinas (39%), otras hembras del mismo grupo (20.3%), crías sub-adultas del mismo grupo (18.6%) y hembras de grupos vecinos (15.2%). Las agresiones iniciadas por hembras hacia machos fueron muy pocas y fueron emitidas indistintamente hacia animales solteros o machos territoriales.

Las hembras recibieron agresiones de los machos territoriales de sus familias (75.2%), solteros (5.5%) y otras hembras (19.3%).

**Sub-adultos:** Los animales de aproximadamente un año pueden o no formar parte de las familias. Nunca se vió que iniciaran una agresión. Recibieron agresiones de los machos territoriales (87.9%) y de las hembras (12.1%) (Figura 7.9.d).

#### Finalización de la agresión

Aunque no siempre era factible establecer el resultado de un encuentro agresivo, muchas veces se podía identificar el



nivel 1. La cría de CLA jugó con las crías de GRA aproximadamente 15 minutos, retornó luego a su familia y comenzó a amamantarse.

En sólo dos casos se observó pérdidas de hembras de un grupo e incorporaciones a otro como consecuencia de una agresión.

En una campaña posterior (1989) se observó a miembros de una tropa de 40 solteros arrear a una hembra e intentar copularla.

## DISCUSION

### Machos territoriales

Los machos territoriales iniciaron la mayoría de las agresiones registradas, como ocurre en otros ungulados (Owen-Smith 1977) y en otras poblaciones de vicuñas (Koford 1957, Franklin 1974). Este resultado es una evidencia más del fenómeno general que cuando existen diferencias en el nivel de agresión entre machos y hembras, siempre son los machos los que más agreden (Trivers 1974), resultado que puede interpretarse como una consecuencia de la actuación diferencial en machos y hembras de la selección sexual. La agresión depende en intensidad y ocurrencia de los potenciales costos y beneficios (Maynard-Smith y Price 1973), y para los machos territoriales el recurso que está en juego son sus hembras y por lo tanto su éxito reproductivo.

**Comparación entre febrero y abril:** El hecho de encontrar la misma frecuencia global de agresiones en febrero y en abril, es una evidencia más de que los machos de vicuñas defienden una zona durante todo el año. Según Franklin (1983) la defensa anual sería más económica que el reestablecimiento de territorios en cada temporada reproductiva. La territorialidad en la vicuña no sólo es una estrategia reproductiva sino también de inversión parental y de automantenimiento (ver discusión capítulo 6).

Si bien la frecuencia de agresiones tomando los tres niveles en conjunto se mantuvo constante, en febrero; los machos territoriales agredieron más en el nivel 3 que en abril. En febrero las hembras entran en estro y también aumenta el número de animales en las tropas de solteros como consecuencia de la expulsión de los sub-adultos de los grupos familiares. La agresión de nivel 3 sería la típica agresión reproductiva de mayor riesgo porque está en juego en forma directa el éxito copulatorio.

**Agresiones entre machos territoriales:** Hofmann et al. (1983) han estimado que los machos territoriales son similares en edad y contextura. Una pelea con un alto nivel de agresión entre dos machos de similares condiciones puede llegar a lastimar mucho a uno de los contendientes, mientras que una "amenaza" tiene menor cantidad de riesgos (Clutton-Brock et al. 1979, Wilson y Franklin 1985). Este tipo de agresión sólo aleja a los contendientes o genera una demarcación conjunta de los límites territoriales. Esto explicaría porque se encontró que las agresiones entre machos vecinos fueron fundamentalmente de nivel 1, el nivel más bajo de agresividad.

Al encontrar que el índice Ag. entre machos territoriales aumentó con el número de hembras de los grupos reproductores, se encontró una evidencia más que apoya la hipótesis que la agresión sería parte del mecanismo por el cual los machos aumentan su éxito reproductivo.

**Agresiones hacia solteros:** La mayor frecuencia y el nivel más alto de agresión (N3) fue el utilizado por los machos territoriales hacia solteros. Casi la mitad de estas agresiones estuvo dirigida hacia solteros solitarios, pese a que estos sólo representan el 3.9% de la población total de solteros. Este resultado estaría relacionado con la observación de Koford (1957) de que los machos solitarios son los que pueden iniciar la defensa activa de un territorio y por lo tanto obtener hembras. En un sólo caso se observó la pérdida de una hembra por parte de un macho territorial luego de una pelea de nivel 3 con

un macho adulto solitario. La expulsión activa (con corridas) de los machos solteros jóvenes también se ha observado en otras especies de ungulados como el ciervo colorado (Clutton-Brock et al. 1982).

Este fenómeno de agresión entre pares o vecinos (MT-MT) a bajo nivel y agresión con animales extraños o solteros (MT-MS) a mayor nivel, parece ser un fenómeno generalizado entre las especies de mamíferos que tienen sistemas de apareamiento basados en la defensa de hembras o territorios (Grau y Walther 1976, Cheney y Seyfarth 1982, Mertl 1977). Además, el tratamiento teórico de las contiendas agresivas entre vecinos territoriales y entre machos territoriales y solteros, es muy rico y forma una parte considerable de la literatura de la teoría de juegos aplicada al comportamiento social (e.g., Maynard-Smith 1973, Ydenberg et al. 1988).

**Agresiones hacia crías:** Es a través de la agresión que el macho regula el tamaño familiar. La mayoría de las crías de vicuñas son expulsadas de los grupos antes de la siguiente temporada reproductiva (Koford 1957, Franklin 1974). Sin embargo, en este trabajo se ha observado que en febrero aún hay expulsiones de las crías de la temporada anterior. Estas tienden a acercarse a sus madres cuando son agredidas por los machos territoriales, en estos casos la hembra puede resultar también agredida. Si las hembras se alejan con sus crías, son retenidas por el macho con agresiones de nivel 1. Franklin (1983) sostiene que la "defensa" de las crías que hacen las madres sería un mecanismo para evitar la expulsión prematura de las primeras.

**Agresiones a hembras:** Los resultados de este trabajo sugieren que mediante la agresión los machos mantuvieron a sus hembras dentro del territorio. Cuando una hembra caminaba hacia el límite territorial, frecuentemente el macho se interponía desplegando una agresión de nivel 1, luego caminaba de manera tal de "arrear" a la hembra a la parte central del territorio. Se observó un caso extremo donde una hembra perdió a su cría por

predación de un zorro en una zona periférica de la familia. El macho la perseguía en dirección al territorio mientras que la hembra intentaba volver repetidamente al lugar donde estaba el cadáver de la cría.

Estas evidencias ponen una duda que el sistema de apareamiento de las vicuñas en la zona de estudio sea el mismo que en otras regiones donde se ha descrito como "poliginia de defensa de recursos" (Franklin 1983). En este tipo de organización reproductiva no hay, por definición, retención de hembras, mientras que ésta es típica de la "poliginia de defensa de hembras" o "harem" (Ver capítulo 9).

La agresión relacionada con la retención de hembras propias fue mayor en febrero que en abril, mientras que la agresión que evitaba la entrada al territorio de hembras extrañas fue mayor en abril que en febrero. Una explicación funcional de este resultado es que las hembras propias estuvieron receptivas en febrero y por lo tanto debía ser evitada la posibilidad de que copulen con otros machos; mientras que no sería adaptativo permitir a una hembra que ha sido preñada por otro macho alimentarse en el territorio propio.

**Agresiones a sub-adultos:** El macho territorial no sólo agredió a los sub-adultos de un año de su familia sino que lo hizo también con los de familias vecinas. Los sub-adultos expulsados tardan en integrarse a las tropas de solteros, quedan separados de las familias pero cercanos, por lo que las agresiones de los machos territoriales en abril fueron principalmente a sub-adultos solitarios.

### Solteros

Los animales solteros recibieron muchas más agresiones que las que iniciaron. Las agresiones iniciadas por solteros tuvieron como receptores principales a miembros de dos años o más de las tropas. En guanacos se ha observado la existencia de peleas que determinan jerarquías dentro de las tropas.

encontrándose que aquellos animales que inician fuertes agresiones se separan de las tropas y son los próximos machos territoriales (Wilson y Franklin 1985). Esto ocurriría también en vicuñas ya que la agresión de solteros a territoriales la ejercen principalmente los animales adultos solitarios y a un alto nivel de agresión (N3). Este último resultado estaría relacionado con el hecho de que para ganar un territorio o hembra no alcanza con amenazar sino que es necesario involucrarse en interacciones agresivas en alto nivel.

La agresión de solteros a hembras es poco común y fue realizada cuando las hembras estuvieron periféricas a los territorios.

### Hembras

Al comparar los tipos de agresiones, se encontró que las hembras iniciaron tantas agresiones como los animales solteros. No variaron las frecuencias de estas conductas entre febrero y abril y en la relación iniciadas/recibidas fueron las más exitosas luego de los machos territoriales. Dado que el éxito reproductivo de las hembras depende de la crianza y en consecuencia de la "obtención" de recursos nutricionales (Clutton-Brock 1983), se puede suponer algún tipo de competencia alimentaria entre hembras. Sobre todo en esta especie donde las hembras pueden estar muchos años juntas en una misma familia.

Las agresiones que emitieron las hembras estuvieron dirigidas principalmente hacia otras hembras y crías. El éxito reproductivo de una hembra residente en una familia disminuiría con cada hembra adicional que se reúna a la misma (Franklin 1983) y en consecuencia las agresiones serían una expresión de xenofobia por competencia de recursos (Wilson 1975).

Las crías tienden a transponer los límites territoriales sin ser agredidas ni retenidas (Koford 1957, Franklin 1983). Cuando una cría se va a otra familia, generalmente juega con las crías vecinas. La agresión de las hembras hacia crías extrañas podría deberse a dos factores: (a) Las crías al jugar "gastan" energía

que la madre repone en el amamantamiento, lo que le significa un costo para la madre y (b) las crías extrañas se acercan a las hembras y son agredidas en sus intentos de amamantamiento. Las agresiones hacia crías extrañas durante el período de amamantamiento es un fenómeno común en los mamíferos (Cassini 1985, Christenson y LeBoeuf 1978).

### Sub-adultos

Como ocurre en la mayoría de los mamíferos, los sub-adultos de vicuña de aproximadamente un año fueron el eslabón mas bajo de las jerarquías de dominación, lo que se ve reflejado en el valor de -1 estimado para el índice Ag. Es decir, estas vicuñas nunca se observaron agrediendo, aunque son agredidas por otros animales de más alto rango social. Este resultado apoyaría la "Teoría de las asimetrías" (Maynard Smith 1976) que sugiere que si los contendientes "conocen" las diferencias en sus posibilidades de ganar una pelea, la probabilidad de iniciarla depende de su dominancia a priori. Los machos territoriales son particularmente intolerantes ante los sub-adultos aún estando éstos fuera de su territorio.

## CAPITULO OCHO

### La Relación Materno-filial en la Vicuña

#### El conflicto materno-filial

#### Clasificación y caracterización de las duplas madre-cría

#### Sincronía madre-cría

#### El parto, las crías y el juego

## Parte 1:

### EL CONFLICTO MATERNO FILIAL

#### INTRODUCCION

El estudio de la relación materno-filial ha atraído la atención de los etólogos desde el nacimiento de la disciplina y especialmente desde la creación del "modelo de conflicto materno filial" de Trivers en 1974.

Existe una gran diversidad en grado, duración y complejidad de los cuidados de los padres hacia las crías que sería consecuencia de la sensibilidad del comportamiento parental a la selección natural (Wilson 1975). En mamíferos, son las hembras las encargadas de la mayor parte de la crianza, dado que gestan y amamantan a sus crías (Fisher 1930) y los costos de la lactación son muy altos (Pond 1977).

Hace unas décadas, en el auge de la Teoría de selección grupal, se asumía que el comportamiento de la madre era un "sacrificio" en función de la supervivencia de la especie (Wynne-Edwards 1962). Actualmente, con el retorno de las ideas de la selección individual y el desarrollo de la noción de selección por parentesco (Haldane 1955, Hamilton 1964), se describe la relación materno-filial como un "conflicto de intereses" entre la madre y las crías (Trivers 1974). Trivers (1974) diseñó un modelo que tiene un alto valor predictivo, y que a su vez, es base para una serie de modelos sobre el tema, (Parker y Macnair 1978 a,b, Macnair y Parker 1979 a,b, Parker 1985, Lazarus y Englis 1980).

#### El Modelo de Trivers

Se basa en las siguientes premisas: (a) Los padres están seleccionados para invertir en la cría de manera de maximizar el



número de crías eventualmente sobrevivientes. (b) La cría está seleccionada para exigir inversión en ella por parte de sus padres.

En términos genéticos, las crías son equivalentes para los padres ya que comparten la mitad de los genes con cada progenitor. Las crías y sus hermanos están relacionadas con un coeficiente de parentesco ( $r$ ) igual a 0.50 si comparten ambos progenitores y con un  $r=0.25$  si comparten sólo un progenitor: por lo tanto para una cría no existe equivalencia entre sí misma y sus hermanos. Esta situación genera un conflicto en relación con la inversión de la madre que puede analizarse en términos de costo-beneficio: Para la madre, el beneficio ( $B$ ) es el grado en el cual la inversión incrementa la sobrevivencia de la cría, mientras que el costo ( $C$ ) es el grado en el cual la inversión disminuye su posibilidad para invertir en crías futuras. Los costos y beneficios son tiempo dependientes, el costo aumenta con el tiempo y el beneficio disminuye. De esta manera la madre estaría seleccionada para maximizar la diferencia entre el beneficio y el costo, invirtiendo en la cría cuando  $B > C$ , hasta  $B = C$  y dejando de invertir cuando  $B < C$ . En contraste, la cría estaría seleccionada para devaluar el costo que ella infringe e incrementar el beneficio que recibe hasta  $B/C = 0.5$  ó  $0.25$  o sea hasta que empiezan a ser importantes los genes compartidos con los hermanos en términos de "adecuación inclusiva" (ver capítulo 1). Por lo tanto, la cría exige inversión durante un período de tiempo mayor que el que la madre está seleccionada para invertir; ésto genera un período de tiempo "crítico y conflictivo". El conflicto puede ser analizado hacia (1) el fin de la inversión parental, cuándo se hace máximo y lo que está en juego es invertir o no (período de destete); o (2) durante el período de inversión, donde está en juego cuánto invertir.

La mayoría de los estudios sobre la relación materno-filial en mamíferos se realizaron en monos (Ingram 1977, Nash 1978, Berman 1980, Simpson et al. 1986) donde la relación materno-filial es muy compleja y se evidencia el conflicto con claridad. También se han realizado muchos trabajos en animales domésticos:

corderos (Poindron y Carrick 1976, Vince 1984), gatos (Bateson y Young 1981), cabras (Stephens y Linzell 1974, Gubernick 1980) y cerdos (Fraser 1978), dada la importancia de este tema en cuestiones de manejo. Los trabajos en roedores también son numerosos y se realizan tanto en animales de laboratorio (Sharpe 1975), como en roedores silvestres llevados al laboratorio (Barash 1974, Elwood 1975, Waring y Perper 1979, 1980, Whitworth 1984, Mc Guire y Novack 1984). Es menor la cantidad de investigaciones en animales silvestres en libertad. En ungulados, algunos ejemplos de trabajos sobre la relación materno-filial serían los trabajos en caballos (Duncan et al. 1984), en ibex, Cabra pyrenaica (Alados y Escos 1988), en caribues (Butler 1983); también se ha estudiado en ciervos colorados desde un punto de vista poblacional y evolutivo (Guinness et al. 1979 Clutton-Brock et al. 1982) y desde un punto de vista sistemático o taxonómico en varias especies diferentes en cautiverio (Ralls et al. 1986). En cambio no se conoce bibliografía relevante sobre la relación materno-filial en camélidos silvestres.

**Objetivos:** (a) Aportar la información sobre el comportamiento materno-filial en ungulados silvestres sudamericanos. (b) Describir los cambios en la conducta de los miembros de las duplas madre-cría y poner a prueba las predicciones del modelo del conflicto materno-filial. (c) Analizar los efectos del manejo sobre la relación materno-filial.

## METODO

Los datos se obtuvieron en las campañas de 1987. En la campaña febrero-marzo se estudió el comportamiento de las madres y sus crías desde el nacimiento y durante el primer mes de vida (137 registros de una hora). En la campaña de abril se estudiaron las mismas duplas madre-cría en el tercer mes de vida de las crías (46 registros de una hora).

**Figura 8.1:** Dupla madre-cría de corral. La cría tiene dos semanas.



**Animales:** Se registraron todas las duplas madre-cría de tres grupos familiares. Dos familias de los potreros (campo) y la familia del corral (a esta familia se la observaba desde una plataforma en el techo de un galpón cercano). Las composiciones familiares eran las siguientes: En el corral 1-5-2 y en el campo 1-3-2 y 1-3-1-1 (esta última familia con una cría de un año). En la primer campaña todas las crías estaban en su primer mes de vida. Se conocía la fecha de nacimiento de las crías del corral y se observó un parto en el campo. La edad de las otras crías del campo se estimó a partir de un criterio de comparación de tamaños y rasgos morfológicos con crías de edad conocida. Todas las crías y sus madres eran identificadas individualmente. A las crías del corral se las llevó a una manga donde se las pesó y se les colocó un collar con un número (Figura 8.1). Las crías del potrero eran identificadas por marcas naturales.

**Procedimiento:** Se realizaron observaciones diarias desde las 0800 hs. hasta las 1900 hs. En un mismo día se observaban animales del campo y del corral. Si un día se comenzaba a la mañana el campo y se continuaba a la tarde en el corral, al día siguiente se invertía el orden, para controlar el efecto de variaciones circadianas sobre las diferencias entre los ámbitos (campo-corral). Se elegía al azar el orden de las crías a observar y este criterio se mantenía mientras que no hubiera problemas de visibilidad.

Se utilizó el método de muestreo estandarizado (Altman 1974) de animal-focal de duplas madre-cría en intervalos de observación de una hora. Se utilizaron dos reglas de registro simultáneas: "todas las ocurrencias" para las interacciones entre la madre y la cría y los desplazamientos de ambos miembros de la dupla y "registro instantáneo" (cada un minuto) para la distancia entre los miembros de la dupla y los comportamientos individuales de la madre y de la cría (los métodos de registro están descriptos en el capítulo tres).

### Descripción de las conductas registradas

**1) Distancia madre-cría:** Se medía en "Unidades Vicuña" entre los dos puntos más cercanos entre la madre y la cría. Se determinaron cinco grados:

0 = contacto entre la madre y la cría

a 1 = entre 1 y 2 U.V.

a 2 = entre 2 y 3 U.V.

a 3 = entre 3 y 4 U.V.

a 4 = más de 4 U.V.

Se tomaron cuatro tipos de mediciones de distancia: (a) **Media** de las 60 distancias medidas por registro, o sea por hora de observación. (b) Cantidad de minutos por registro que la cría está a 4 U.V. de la madre (i.e., los "**minutos a 4**"). (c) Cantidad de **minutos a 1** por registro de una hora. (d) Cantidad de **minutos en contacto** madre-cría por registro.

**2) Desplazamientos:** (a) Seguimientos: Cuando un miembro de la dupla se desplaza en una dirección y antes de los 5 segundos el otro miembro se desplaza en la misma dirección y sentido (el seguimiento puede ser de la madre hacia la cría o de la cría hacia la madre). (b) Acercamientos: Cuando un miembro de la dupla está inmóvil y el otro se desplaza de manera tal de disminuir la distancia entre ambos (el acercamiento puede ser de la madre o de la cría). (c) Alejamientos: Cuando un miembro de la dupla está inmóvil y el otro se desplaza de tal manera de aumentar la distancia entre ambos (el alejamiento puede ser de la madre o de la cría).

**3) Amamantamiento:** Cuando la cabeza de la cría se ubica por debajo de la zona ventral posterior de la madre y la boca está en contacto con el pezón. **Inicio:** Se analizó qué comportamiento ocurrió en el minuto inmediatamente anterior al amamantamiento, asignando entonces el inicio a causas maternas o filiales. Se expresó como una frecuencia semanal= número de amamantamientos iniciados por la madre (o la cría) en una semana/ número total

de amamantamientos en esa semana). Fin : Se analizó el comportamiento que interrumpió el amamantamiento discriminando si era materno o filial. Se expresa igual que el inicio del amamantamiento. Cuando la cría movía la cabeza hacia la zona ventral posterior de la madre, ésta podía frustrar el intento de acceder al pezón de dos maneras: (a) Rechazo de la madre: La madre dirigía la cabeza hacia la cría y realizaba un movimiento violento con el cuello que la aleja. (b) Evitación del pezón: La madre levanta la pata posterior del lado que se ubica la cría de tal manera que se interfiere el camino de la cabeza de la cría hacia el pezón.

**Actividades** (a) de la cría: jugar, comer, estar echado, caminar, correr. (b) de la madre: comer, estar echado, caminar, correr y estar alerta.

## RESULTADOS

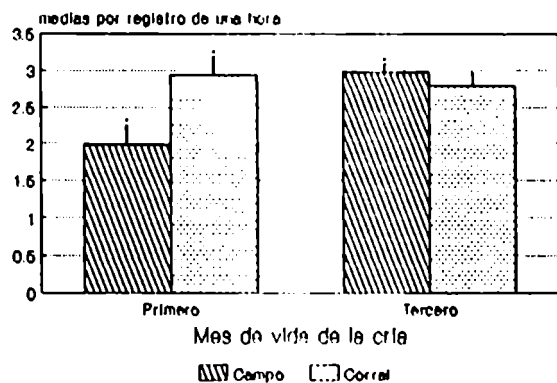
Los resultados de las distancias, los desplazamientos y las conductas relacionadas con el amamantamiento, se analizaron en función del tiempo y del ámbito (campo o corral). El análisis de la variación temporal se realizó en dos niveles diferentes: (a) comparación entre el primer y tercer mes de vida de la cría con ANOVAs de dos factores (ámbito y mes) para medidas repetidas y n desiguales y (b) análisis semanal durante el primer mes de vida de la cría con una regresión lineal simple y prueba de t de significación para el coeficiente de regresión.

### Comparación entre el primer y el tercer mes de vida de la cría.

**Distancia madre-cría:** La distancia entre la madre y su cría sufrió variaciones a lo largo del tiempo y en los distintos

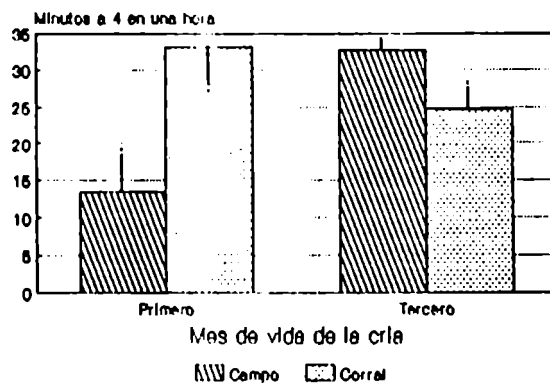
a

**Distancia madre-cría**  
Medias por registro



**Distancia madre-cría**  
Cantidad de minutos a 4

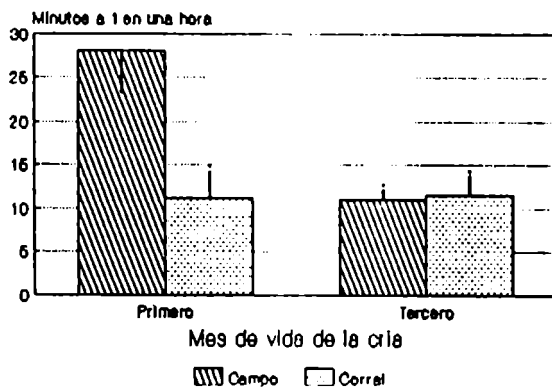
b



**Figura 8.2:** Promedios (+ errores estándares) de distancia madre-cría en función de la edad en meses (primero/tercero) de la cría y del ámbito (campo/corral).

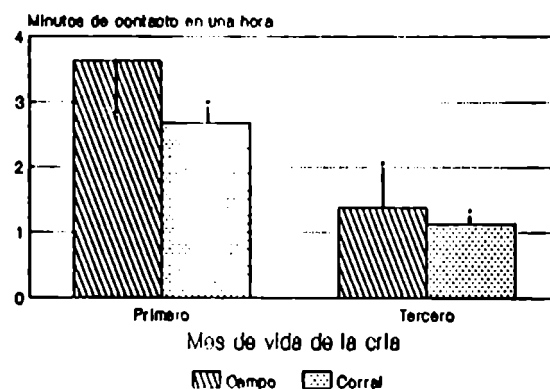
**Distancia madre-cría**  
Cantidad de minutos a 1

c



**Distancia madre-cría**  
Contacto

d



ámbitos. Existió una interacción mes x ámbito significativa en las medias ( $F=429.18$ ,  $p<0.05$ ), en la cantidad de minutos a 1 ( $F=38.99$ ,  $p<0.05$ ) y a 4 ( $F=37.29$ ,  $p<0.05$ ) pero no en la cantidad de minutos que estuvieron en contacto las madres con sus crías (Figura 8.2 a,b,c,d). En el **campo** la distancia entre la madre y la cría aumentó con los meses, ya que se observó un incremento del número de minutos que las crías estuvieron a 4 (Figura 8.2b) y una disminución de la cantidad de minutos a 1 (Figura 8.2c) y en contacto (Figura 8.2d). En el **corral** la distancia madre-cría fue alta desde el primer mes de vida y no se modificó sustancialmente en el tercer mes. En los dos ámbitos existió una disminución del contacto de un mes a otro (Figura 8.2d).

**Desplazamientos:** No se encontró una interacción significativa entre el ámbito y el tiempo en ninguno de los tres tipos de desplazamientos ( $p>0.05$ ). Los acercamientos de las madres y los alejamientos de las crías variaron con el tiempo (Figura 8.3 a,b). Las madres se acercaron menos a sus crías a medida que transcurrió el tiempo ( $F=14.45$ ,  $p<0.05$ ), mientras que las crías se mantuvieron más cerca de sus madres (disminuyeron los alejamientos de la cría) ( $F=17.56$ ,  $p<0.05$ ). La dirección de los cambios de esta variable conductual fue similar en el campo y en el corral pero la caída en el corral fue mayor.

**Amamantamiento:** Se encontraron diferencias significativas en el responsable de la finalización de los amamantamientos en el primer y tercer mes de vida (figura 8.3c). Durante el primer mes de vida de la cría, la madre finalizó el 60% de los amamantamientos mientras que durante el tercer mes lo hizo en el 95% ( $F=166.6$ ,  $p<0.05$ ). Este resultado fue similar en el campo y en el corral.

También se encontraron diferencias significativas en la respuesta "evitación del pezón" ante los intentos de amamantamiento de la cría (figura 8.3d). Las evitaciones fueron menos frecuentes en el primer mes de vida, mientras que aumentaron significativamente en el tercer mes ( $F=49.14$ ,  $p<0.05$ ). Esta diferencia fue más notable en los animales del campo.



**Actividad de la cría:** Se obtuvo significación estadística en la comparación entre el primer y tercer mes, pero no entre ámbitos (Figura 8.4). Las crías jugaron y estuvieron echadas menos (jugar:  $F=19.4$ ,  $p<.05$  y echadas:  $F=44.3$ ,  $p<.05$ ) en el tercer mes (Figura 8.4c,d). Aumentó considerablemente el tiempo que ocuparon forrajeando ( $F=59.3$ ,  $p<0.05$ ) (figura 8.4a). Las rectas ajustadas a los resultados del campo y del corral fueron de pendiente similar y también de valores absolutos muy parecidos. Las crías del corral y del campo disminuyeron en el tercer mes la cantidad de minutos que corrieron ( $F=11$ ,  $p<.05$ ).

**Actividad de la madre:** No hubieron diferencias entre los ámbitos y entre edades de las crías en las conductas de las madres ( $ps>0.10$ )

#### Análisis semanal durante el primer mes de vida

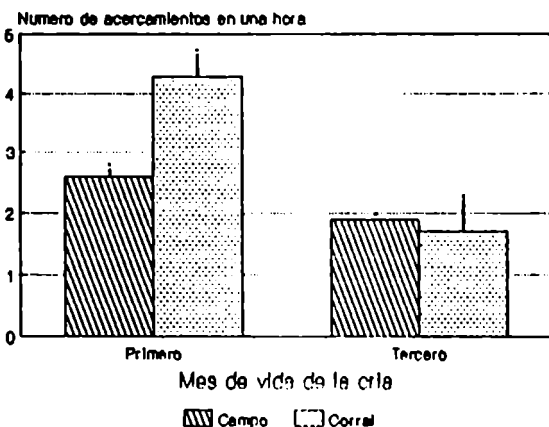
**Distancia madre-cría:** No se observaron cambios significativos en el corral ( $ps>0.05$ ) (Ver Figura 8.5). En el campo, la distancia media entre las madres y las crías aumentó a medida que crecían las crías ( $r^2=0.68$ ,  $t=2.8$ ,  $p<0.05$ ) resultado relacionado con que la dupla madre-cría permaneció más tiempo a 4 o más metros de distancia ( $r^2=0.70$ ,  $t=3.11$ ,  $p<0.05$ ) y menos tiempo a 1 ( $r^2=0.68$ ,  $t=2.79$ ,  $p<0.05$ ).

**Desplazamientos:** (Figura 8.5) Tanto en el campo como en el corral, las madres disminuyeron el seguimiento de sus crías a medida que éstas crecieron (campo:  $r^2=0.73$ ,  $t=3.42$ ,  $p<0.05$ , y corral:  $r^2=0.73$ ,  $t=3.11$ ,  $p<0.05$ ). En el campo las crías se alejaron más de sus madres ( $r^2=0.81$ ,  $t=4.24$ ,  $p<0.05$ ).

**Amamantamiento:** En el corral, las crías se amamantaron menos (Figura 8.5) a medida que transcurrió el primer mes de vida ( $r^2=0.82$ ,  $t=3.74$ ,  $p<0.05$ ) y las madres rechazaron más los intentos de amamantamiento de sus crías ( $r^2=-0.79$ ,  $t=3.34$

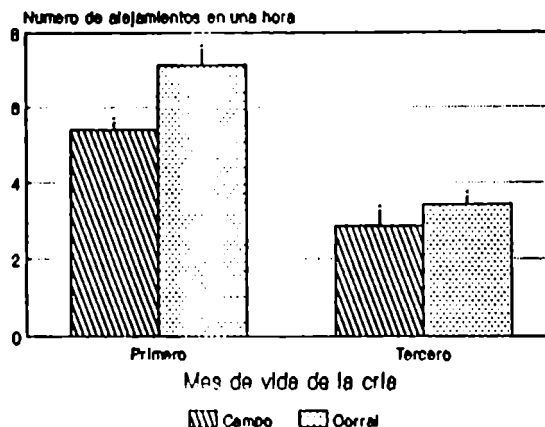
### Acercamiento de la madre

a.



### Alejamiento de la cría

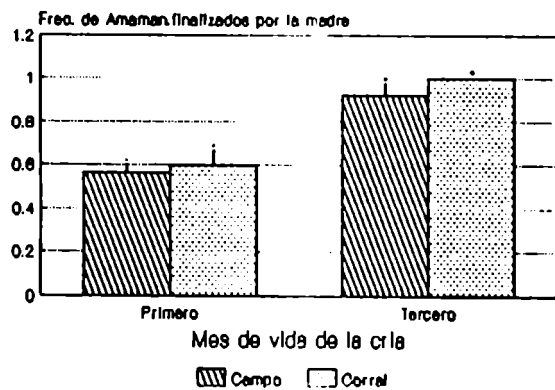
b.



**Figura 8.3:** Frecuencias de conductas de interacción madre-cría en función del mes (primero/tercero) y del ámbito (campo/corral).

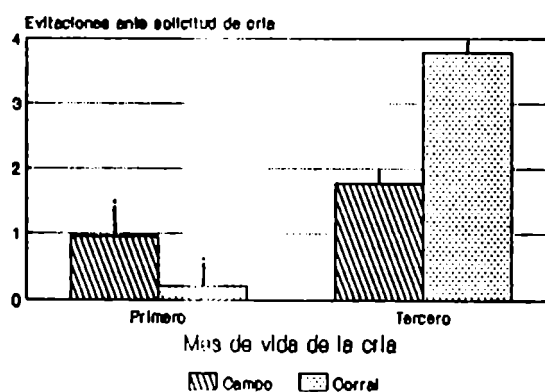
### Fin del Amamantamiento Por parte de la madre

c.



### Evitación del pezón Por parte de la madre

d.



## Análisis semanal

### Regresiones significativas

#### Distancia madre-cría

Media: Campo 

4 U.V.: Campo 

1 U.V.: Campo 

#### Desplazamientos

Seguimiento de la madre:

Campo 

Corral 

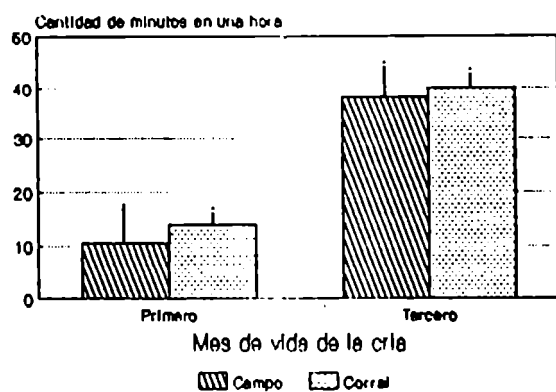
Alejamiento de la cría:

Campo 

**Figura 8.5:** Regresiones lineales significativas del análisis semanal  
(Las flechas indican el sentido de la pendiente).

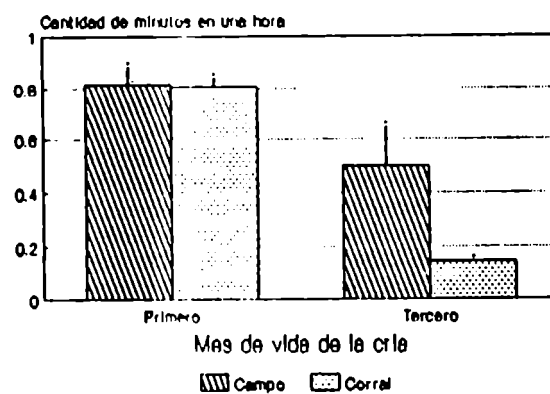
a

### Actividad de la cría Forrajear



b

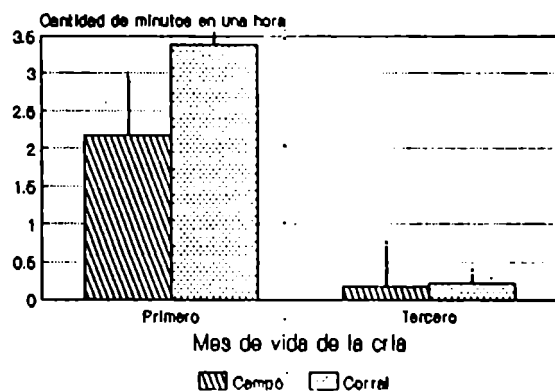
### Actividad de la cría Correr



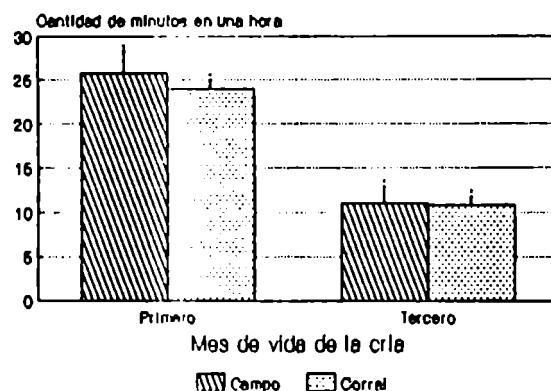
**Figura 8.4:** Cantidad promedio de minutos por hora que las crías realizan distintas actividades en los dos ámbitos y meses de edad.

c

### Actividad de la cría Jugar



### Actividad de la cría Echada



d

$p < 0.05$ ). No se obtuvieron resultados estadísticamente significativos de cambios en el campo ( $p > 0.05$ ).

**Actividad de la cría:** En el corral las crías jugaron menos ( $r^2 = 0.93$ ,  $t = 7.88$ ,  $p < 0.05$ ) y caminaron menos ( $r^2 = 0.83$ ,  $t = 3.93$ ,  $p < 0.05$ ) (Figura 8.6). En el campo la actividad forrajera de las crías aumentó con el tiempo, mientras que estar parado disminuyó ( $r^2 = 0.85$ ,  $t = 4.72$ ,  $p < 0.05$ ).

**Actividad de la madre:** (figura 8.6) En el campo la madre forrajó mas ( $r^2 = 0.76$ ,  $t = 3.61$ ,  $p < 0.05$ ) y reposó menos ( $r^2 = 0.71$ ,  $t = 3.11$ ,  $p < 0.05$ ). En el corral no hubo cambios significativos ( $p > 0.05$ ).

## DISCUSION

### Distancia madre-cría

En los primeros días luego del nacimiento, la madre y la cría tendieron a estar juntas, lo que minimizaría el riesgo de predación por zorros. Hofmann et al. (1983) sugirieron que este riesgo es máximo en las etapas tempranas de la vida de las crías. La distancia entre las madres y las crías del campo, aumentó significativamente entre el primer y tercer mes de vida de las crías. El aumento de la distancia entre las madres y las crías, y la disminución de los contactos corporales entre ellas en función de la edad de las crías, es un fenómeno generalizado en los mamíferos (Barash 1974, Elwood 1975, Ingram 1977, Nash 1978, Berman 1980, Simpson et al. 1986). En la literatura, se han identificado dos causas de este fenómeno: por un lado al desarrollo autónomo de la cría (Johnson y Southwick 1984) y por otro, como ocurre en la mayoría de los primates, a la aparición de conductas de rechazo agresivo por parte de la madre ante la cercanía de la cría (Simpson et al. 1986). En las vicuñas las

# Analisis semanal

## Regresiones significativas

### Amamantamiento

Ocurrencia: Corral ↓

Rechazo M: Corral ↑

### Actividad de la cria

Jugar: Corral ↓

Camlnar: Corral ↓

Forralear: Campo ↑

### Actividad de la madre

Forralear: Campo ↑

Reposar: Campo ↓

**Figura 8.6:** Regresiones lineales significativas del análisis semanal  
(Las flechas indican el sentido de la pendiente).

madres no alejaron agresivamente a sus crías, tampoco hubo conductas de retención y las crías se movían libremente e inclusive podían pasar de una familia a otra. Por lo tanto, la primera hipótesis del mayor desarrollo motriz de la cría pasa a ser la mejor explicación del incremento de la distancia madre-cría en la vicuña.

A diferencia del campo, en el corral no se observó un incremento significativo en la distancia madre-cría. El campo es un ámbito extenso y variable, y el corral está acotado y es pequeño, de manera tal que no permite grandes desplazamientos de las crías y puede ser "explorado" y conocido desde una temprana edad.

El contacto corporal de la madre con su cría es un comportamiento básico de la relación, dado que en este contacto se huelen reconociéndose y la cría se amamanta (Lent 1974). Esto explicaría la falta de diferencias estadísticas de esta variable entre el campo y el corral.

### El Conflicto materno-filial

El conflicto materno-filial (Trivers 1974), descrito en la introducción, se puede evidenciar en las duplas madre-cría estudiadas dado que se cumplen algunas predicciones del mismo. Ya durante el primer mes se observa una disminución del seguimiento de la madre hacia su cría. En el tercer mes de vida de la cría las madres se acercaban menos y las crías tenían menos acceso al amamantamiento.

Las crías contrarrestaron estos comportamientos maternos alejándose menos de su madre. Esto determinó un **cambio de roles tiempo-dependiente**. En el primer mes de vida de la cría la madre fue la encargada de mantener la proximidad y la cría tuvo una tendencia "exploratoria", alejándose. En cambio, en el tercer mes la cría fue la encargada de mantener la proximidad y la madre tuvo una tendencia a evitar a su cría.

Otros datos que apoyan la existencia del conflicto son los relacionados con el amamantamiento. Trivers (1974) propuso que

al principio de la inversión maternal, la madre produciría más leche que la que la cría puede consumir; a medida que la cría crece, aumentan sus requerimientos energéticos y la leche pasa a ser un factor limitante. En la vicuña, las madres finalizaron el 95% de los amamantamientos en el tercer mes y a su vez evitaron en un alto grado el acceso al pezón ante los intentos de amamantamiento de sus crías. Este cambio brusco obligaría a las crías a consumir en vegetales la diferencia de energía que no le es suministrada por sus madres.

El conflicto pareció intensificado en las condiciones de crianza del corral. En el campo los alejamientos de la cría podían ser muy grandes (inclusive la cría podía transponer los límites familiares) y duraderos. Esto no podía ocurrir en el corral por ser un espacio pequeño y acotado, en consecuencia la probabilidad de encuentro madre-cría era mucho mayor que en el campo, encontrándose mayores índices del conflicto.

Del análisis realizado durante el primer mes de vida de la cría se pueden inferir ciertas relaciones entre eventos de la crianza. Las madres del corral rechazaron más los intentos de amamantamiento y así disminuyó la entrega de leche. Las crías contrarrestaron este déficit jugando y caminando menos. En el campo, las madres en vez de rechazar a sus crías aumentaron el forrajeo y esto trajo una disminución del reposo. Analizando desde el punto de vista de las crías, aquellas del corral serían "ahorrativas" de energía, mientras que la del campo serían "recolectoras", dado que en el campo forrajeaban más y estuvieron paradas menos a medida que transcurrió el primer mes de vida. En otras especies de mamíferos también ocurren diferencias entre las interacciones de la madre y la cría según la dupla se encuentre en libertad o en cautiverio (Berman 1980).

#### Actividades de la madre y de la cría

La actividad de la madre se mantuvo constante en el primer y el tercer mes de vida y no hubo diferencias entre el campo y el



corral. La cría tuvo notables cambios tiempo-dependientes que probablemente se debieron a su desarrollo y al "acomodamiento" que hace frente al conflicto. En el primer mes de vida, cuando un alto porcentaje de su energía se debe al suministro de leche materna, la cría juega, forrajea poco y corre bastante. Pero en el tercer mes de vida, donde un alto porcentaje de energía depende de sus propios medios de acceso a los recursos, reduce notablemente el juego; forrajea más y corre menos.

### Resumen

Los datos fueron obtenidos con la misma metodología de muestreo en las dos campañas y en los dos ámbitos de manera que todos los resultados son comparables.

**Distancia madre-cría:** La distancia aumenta con el tiempo, especialmente en el campo por la actividad exploratoria de la cría.

**Conflicto materno-filial:** La madre tiende a "cuidar" y "alimentar" menos a la cría y la cría tiende a contrarrestar este déficit. El fenómeno se observa en las dos escalas de tiempo (semanas y meses) analizadas.

**Efectos del ámbito:** En ambos ámbitos se manifiesta el conflicto materno-filial. El corral funcionaría como: (a) "modificador de la distancia materno-filial" por ser una barrera a la predación pudiendo la cría estar alejada de su madre desde temprana edad y por poner límites a la actividad exploratoria de la cría, (b) "incrementador del conflicto" por aumentar la probabilidad de encuentro madre-cría y (c) "incrementador del rechazo maternal y del ahorro energético de la cría" por poner límites alimentarios a la madre.

## Parte 2:

# CLASIFICACION Y CARACTERIZACION DE LAS DUPLAS MADRE-CRIA DE VICUÑAS

## INTRODUCCION

En la Parte 1 de este capítulo se compararon datos sobre interacciones y comportamientos individuales de animales pertenecientes a duplas madre-cría de distintos ámbitos y en distintos momentos o edades (semanas, meses) de las crías. Comunmente en trabajos de este tipo, se agrupan los registros a priori y con un criterio prefijado (e.g., 1° semana-campo-cría C1a) y luego se investiga estadísticamente la existencia de diferencias en el eje temporal entre estos grupos. Que pasaría si se "mezolan" todos los grupos de registros madre-cría y luego se aplica un método de clasificación que no requiere de un criterio previo de asociación entre grupos? Se separarían "naturalmente" en los subconjuntos formados a priori (i.e., primer mes, tercer mes, campo, corral)? A estas preguntas responde esta parte del capítulo.

En general los estudios de comportamiento producen datos que involucran múltiples características comportamentales de varios sujetos. Debido a esto, las técnicas multivariadas usadas por los taxónomos tienen aplicación en el comportamiento (Schnell y Woods 1983). Se han realizado varios trabajos taxonómicos con características únicamente comportamentales, principalmente en insectos y aves (Schnell y Woods 1983).

**Objetivo:** (a) Clasificar y caracterizar distintas duplas madre-cría con métodos multivariados (Componentes principales y Cluster).

## METODO

Se utilizaron los mismos datos obtenidos con el método descripto en la parte anterior.

Los registros de duplas madre-cría se ubicaron en los siguientes 18 grupos u OTUS:

#	Ambito	Cría	Edad	#	Ambito	Cría	Edad
1	campo	RN	1°sem	10	corral	26	4°sem.
2	campo	1	2°sem	11	corral	24	3°sem.
3	campo	1	3°sem	12	corral	24	4°sem.
4	campo	1	4°sem	13	corral	24	5°sem.
5	campo	2	3°sem	14	campo	RN	3°mes.
6	campo	2	4°sem	15	campo	1	3°mes.
7	campo	2	5°sem	16	campo	2	3°mes.
8	corral	26	2°sem	17	corral	26	3°mes.
9	corral	26	3°sem	18	corral	24	3°mes.

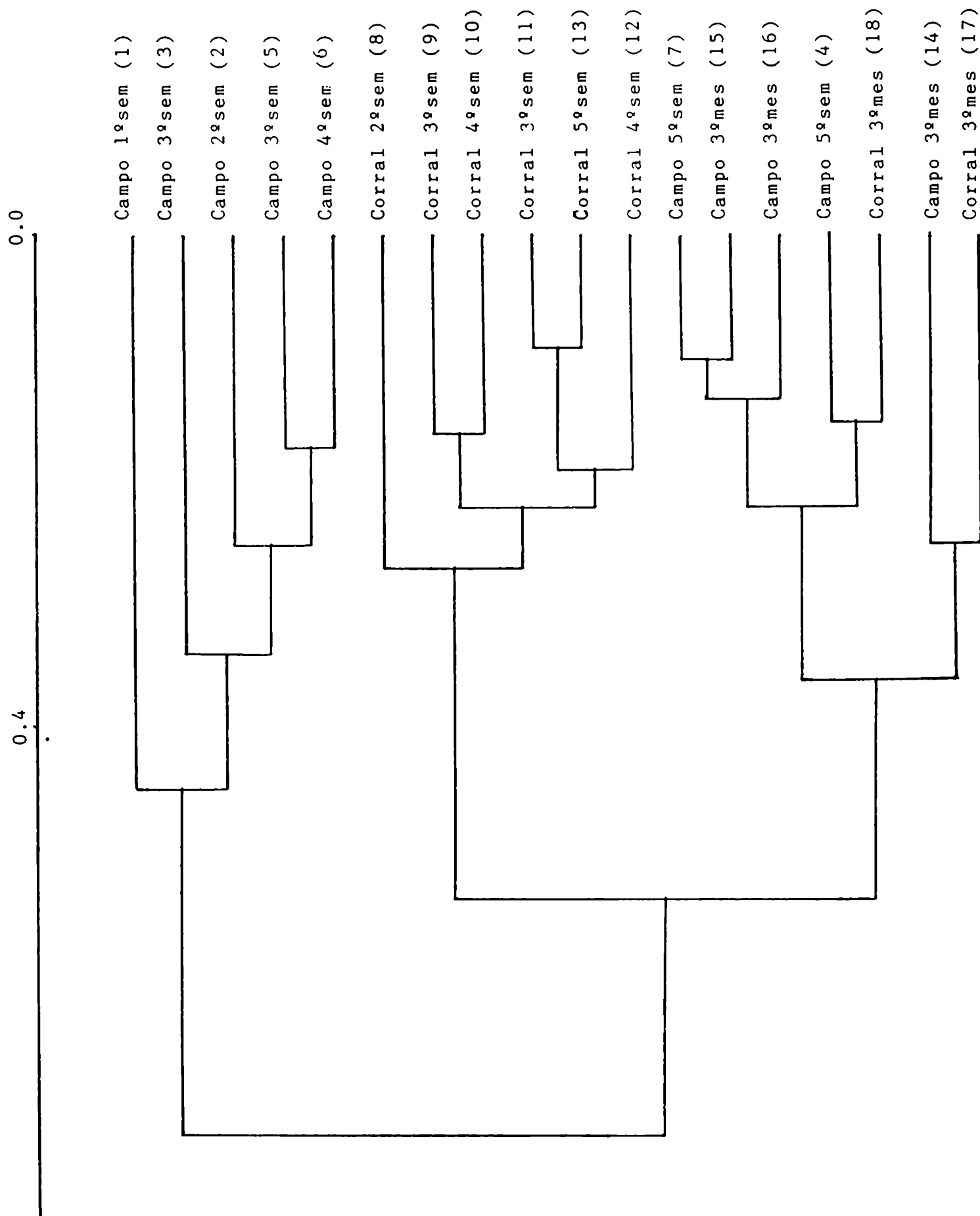
Se calcularon las medias de cada variable para cada tipo de grupo, obteniéndose una matriz de 18 OTUS x 25 caracteres. Cada caracter es (1) una distancia, (2) un comportamiento de la madre o la cría o (3) un tipo de interacción entre miembros de la dupla. Sobre esta matriz se realizaron los siguientes análisis multivariados: (a) Componentes principales, (b) Análisis de Cluster.

## RESULTADOS Y DISCUSION

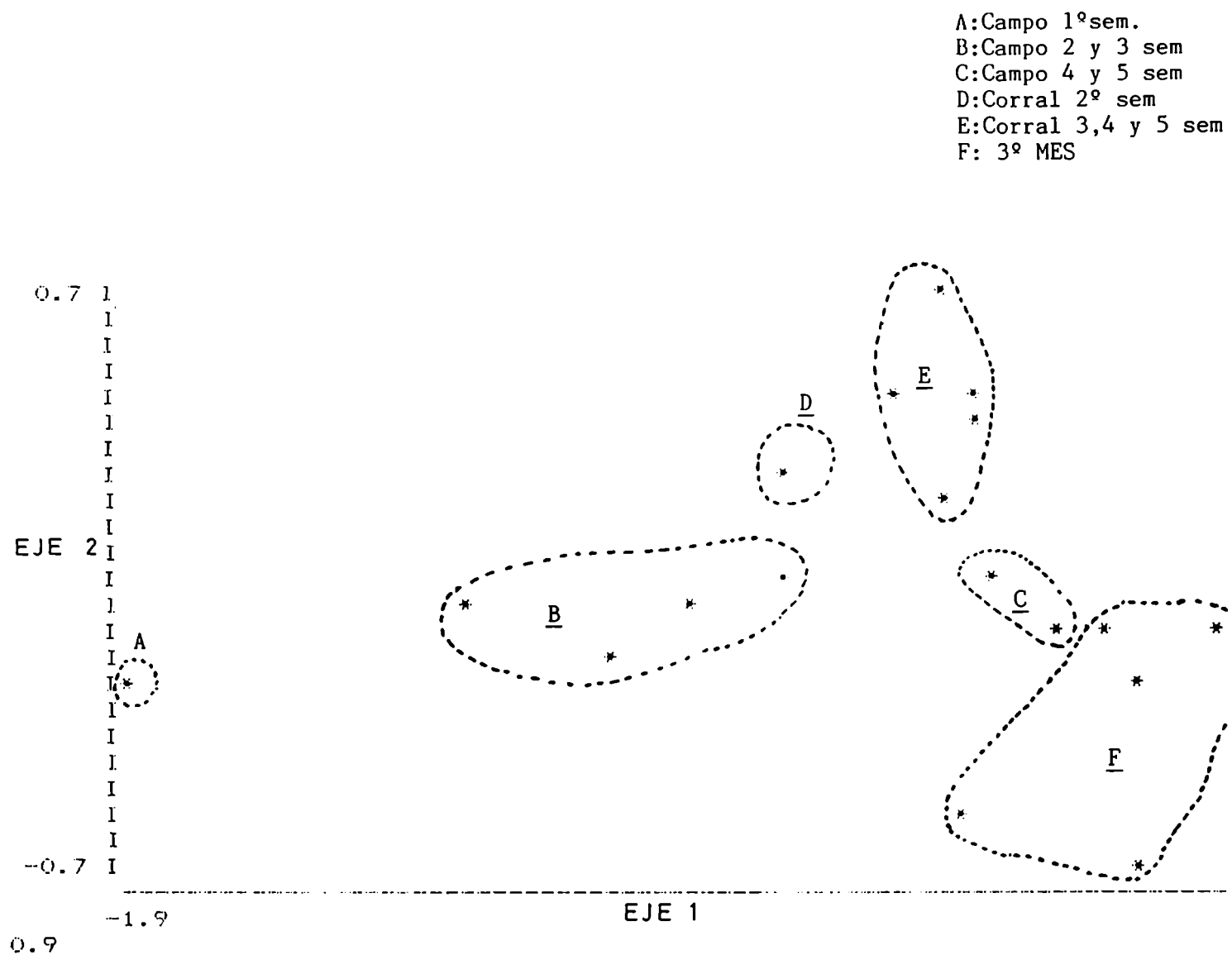
### Componentes principales

Se realizó un análisis de componentes principales con los datos transformados logarítmicamente en base diez, usando una





**Figura 8.8:** Representación gráfica (dendrograma) del análisis de cluster.



**Figura 8.7:** Representación gráfica del análisis de componentes principales.

### Conclusiones

En estos análisis se reafirma la importancia de la distancia madre-cría como factor discriminante. También se destaca el tiempo que ocupa la cría en comer, que es muy importante en herbívoros con crías que nacen muy desarrolladas. Los resultados de estos análisis multivariados **apoyan la clasificación y caracterización de la Parte 1** ya que se diferencian bien los grupos campo, corral, 1°mes y 3°mes que son los ejes más importantes del trabajo anterior.

Este tipo de estudios en los que se utilizan técnicas multivariadas son cada vez más frecuentes en la literatura etológica. Si bien en la mayoría de los casos no permiten establecer niveles de significación de las diferencias entre muestras de datos, tienen la enorme ventaja de tomar en consideración simultáneamente muchas características involucradas en la evolución de un rasgo conductual. Debido a que la selección natural opera sobre el conjunto de caracteres fenotípicos, este tipo de técnica estadística pasa a ser la más apropiada en muchos casos para estudiar la evolución de diseños biológicos. Algunos ejemplos de la aplicación de análisis multivariados al estudio del comportamiento animal son los siguientes: En mamíferos, se ha trabajado con criterio taxonómico comparando conductas de cánidos (Cattell 1973, Bekoff et al. 1975), de roedores (Lynds 1980, Armitage 1981) y de monos (Morgan et al. 1976, Spence 1978). También se ha utilizado análisis de cluster para caracterizar grupos de interacción social de ballenas (Cassini y Vilá 1990). Se han utilizado estos métodos estadísticos para clasificar formas comportamentales: por ejemplo, en aves se trabajó analizando las variables del canto en función de la ubicación geográfica (Goldstein 1978, Payne y Budge 1979, Martin 1979, Martindale 1980 y otros). Lacher (1981) realizó un análisis multivariado usando como características la asignación de tiempo a distintas actividades por parte de dos especies de cánidos.

### Parte 3:

## SINCRONIA MADRE-CRIA EN LA VICUÑA

### INTRODUCCION

Las duplas madre-cría de ungulados se clasifican en dos tipos: duplas con crías **ocultas** o duplas con crías **seguidoras** (Lent 1974, Leuthold 1977). Las especies con crías ocultas son aquellas que viven en bosques o zonas forestales o las que tienen crías pequeñas que pueden esconderse entre la vegetación (Lent 1974). El parto de estas especies ocurre en lugares protegidos. La madre come la placenta, lame el líquido amniótico y lame a la cría, lo que se ha interpretado como una manera de reducir las señales de la existencia de una cría recién nacida. En el tipo oculto es común que la madre y la cría permanezcan mucho tiempo alejadas mientras que la cría está protegida en el "nido". Algunas especies que pertenecen a este grupo son el ciervo colorado (Clutton-Brock 1982), las girafas (Langman 1977, Pratt y Anderson 1979), las gacelas (Baharav 1983). El período en el cual la cría está oculta comienza luego del parto y dura entre 10 días y 2 meses según la especie (Ralls 1986, 1987). En estas especies la distancia entre la madre y la cría comienza siendo muy grande. Finalizada la "etapa oculta" hay un período en el cual las crías y su madres están cerca, pero luego la distancia va aumentando tiempo-dependientemente como en el resto de los mamíferos.

Las especies con crías seguidoras son las que viven en ambientes abiertos. La madre y la cría se mantienen mucho tiempo juntas y la distancia entre ambas declina gradualmente en función del eje temporal (Estes 1974, Ralls 1986, 1987). Algunas especies con crías seguidoras son el hipopótamo (Greasley 1973, Galat-Luong 1981), el camello (Gauthier-Pilters y Dagg 1981), la cebra (Klingel 1977) y el tapir (Terwillger 1978).



Existen hipótesis en la literatura para interpretar el significado adaptativo de estos dos tipos de relación materno-filial. El **seguidor** sería una estrategia para evitar la predación en ambientes abiertos que permite la defensa activa de la cría por parte de la madre, mientras que el **oculto** sería un tipo que ocurre en ambientes cerrados y que evitaría también la predación pero porque disminuye la probabilidad de que la cría sea detectada por un predador (Lent 1974, Estes 1976, Murdock et al. 1983). Se ha postulado que estas dos estrategias son principalmente consecuencia de la conducta de la cría y tiempo dependientes. Como se ha descrito anteriormente, las ideas actuales sobre la relación materno filial reconocen que los dos miembros de la dupla son los responsables de los cambios que entre ellos ocurren (Simpson et al. 1986). Por lo tanto, referirse a un sólo miembro de la dupla deja preguntas abiertas sobre la conducta del otro miembro.

**Objetivos:** (a) Describir los comportamientos de la madre y de la cría **sincrónicamente**. (b) Analizar la interacción dinámica entre ambos miembros de la dupla. (c) Ubicar la relación materno filial en la vicuña dentro de la clasificación antes expuesta.

## METODO

Los datos que se presentan fueron tomados en el primer y tercer mes de vida de las crías y en los ámbitos campo y corral. Los datos utilizados para el análisis de las actividades sincrónicas entre la madre y la cría corresponden al **primer** mes ya que es el período en el cual se identifica la estrategia madre-cría. En los registros se paneaba instantáneamente cada un minuto (60 datos por registro) el comportamiento de la madre (mi), el de la cría (cj) y la distancia. Por lo tanto se registraba un par sincrónico (mi,cj). Se realizaron 7822 paneos de las duplas descriptas en la Parte 1.

### Análisis de los datos

Para analizar los datos, se formaron todos los pares posibles de los comportamientos de la madre y de la cría ( $m_i, c_j$ ) sincrónicos y se calcularon los siguientes porcentajes:

1) Para el análisis general de pares sincrónicos:

De cada par sincrónico (e.g.,  $m_i$ =comer,  $c_j$ =estar echado) se calculó el porcentaje de paneos en los que se observó el par, en relación al total de paneos de cada semana.

2) Para la sincronía analizada en función de la madre (SM):

Se utilizó el porcentaje del total de observaciones o paneos que la madre se comportó ( $m_i$ ) en los cuales la cría ( $c_j$ ) también realizó la misma conducta (o sea  $i=j$ ).

3) Para la sincronía analizada en función de la cría (SC):

Se utilizó el porcentaje del total de paneos que la cría se comportó ( $c_j$ ) en los cuales la madre ( $m_i$ ) también realizó la misma conducta (o sea  $i=j$ ).

4) Para el análisis de las distancias:

Dentro de los pares ( $m_i, c_j$ ) hay paneos en los cuales la distancia madre-cría es mínima ( $p_1$ ) y otros paneos en los cuales la distancia es máxima ( $p_4$ ). Para el cómputo de las distancias en función de los comportamientos de la madre y de la cría, se calcularon porcentajes  $m_{1i}$ ,  $m_{4i}$ ,  $c_{1j}$  y  $c_{4j}$ , de la siguiente manera: por ejemplo, la distancia  $m_{1i}$  se estimó como el porcentaje de minutos que la dupla estuvo a 1 ( $p_1$ ) mientras la madre estaba realizando la conducta  $i$  en función del total de minutos con la madre en  $i$ .

### RESULTADOS

		Campo vs. Corral	1 mes vs. 3 mes	Interaccion
Análisis General de pares sincronicos	Comer-Echado	NS	F=21.5, p<0.025	NS
	Comer-Comer	NS	F=22.4, p<0.025	NS
	Echado-Echado	NS	F=23, p<0.025	NS
	Comer-Caminar	NS	NS	NS
	Comer-Jugar	NS	F=10.8, p<0.05	NS
	Caminar-Caminar	NS	NS	NS
Comportamiento de la Madre	Caminar	NS	NS	NS
	Echada	NS	NS	NS
	Comer	NS	NS	NS
	Correr	NS	NS	NS
	Alerta	NS	NS	NS
Comportamiento de la cria	Caminar	NS	NS	NS
	Echada	NS	F=18.5, p<0.025	NS
	Comer	NS	F=20.9, p<0.025	NS
	Correr	NS	NS	NS
	Jugar	NS	F=11.9, p<0.05	NS
Distancia madre-cria	Distancia a 1	NS	F=12.7, p<0.05	F=10.2, p<0.05
	Distancia a 4	NS	NS	F=26, p<0.025

**Tabla 8.1:** Resultados del ANOVA de dos factores y medidas repetidas para los pares sincrónicos, las actividades de las madre, las actividades de las crías y la distancia entre estas.

Se realizaron ANOVAs de dos factores ámbito (campo/corral) x mes (primero/tercero) para medidas repetidas y n desiguales para los siguientes items: (a) Análisis general de los pares sincrónicos, (b) asignación de tiempo que realiza la madre, (c) asignación de tiempo que realiza la cría

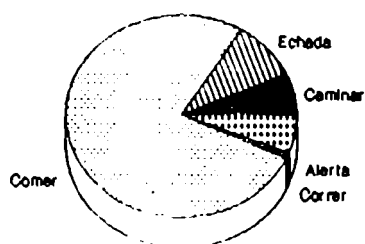
**Pares sincrónicos:** No existieron diferencias significativas entre el campo y el corral (Tabla 8.1), ni en la interacción (ver Figura 8.9), pero sí hubo un cambio significativo entre el primer y tercer mes de vida de la cría en todos los pares de conductas simultáneas excepto el de caminar-caminar. En el primer mes de vida, el par sincrónico (mi,cj) más representativo fue el de la madre comiendo y la cría echada (probabilidad 0.45), siguiéndole en importancia ambas comiendo ( $p=0.27$ ). En el tercer mes, lo más frecuente fue encontrar a la madre y la cría comiendo ( $p=0.68$ ) y siguiéndole en importancia el par con la cría echada mientras la madre come ( $p=0.18$ ).

**Sincronía en función de la madre:** La distribución de tiempo en diferentes actividades que realizaron las madres está representada en la Figura 8.10. Esta distribución no presentó diferencias según el ámbito y el mes.

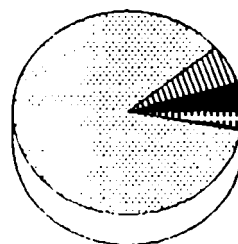
En la Figura 8.11 se puede observar la frecuencia de los comportamientos de las madres, y los porcentajes en que estas conductas fueron simultáneas con la de las crías, o sea cuando  $i=j$ . Se testearon con una prueba de Kolmogorov-Smirnov los porcentajes encontrados con los que se esperarían si ambos miembros de la dupla fueran independientes (50%). En el comportamiento "caminar" la madre fue dependiente de la cría en un alto grado ( $p<0.01$ ). La madre se echó sólo si la cría estaba echada (a excepción del corral en el tercer mes en el cual la madre se echó independientemente de la cría) ( $p<0.01$ ). La madre forrajeó independientemente de la actividad de la cría ( $p>0.10$ ). En el comportamiento "correr" se observó una dependencia altamente significativa de la madre hacia su cría (la madre sólo corrió con su cría) ( $p<0.01$ ).

Mientras las hembras estuvieron alertas las crías en el primer mes de vida comieron, estuvieron echadas y jugaron

### Campo - Primer mes

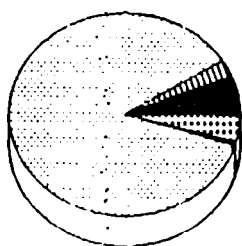


### Corral - Primer mes

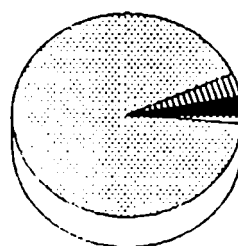


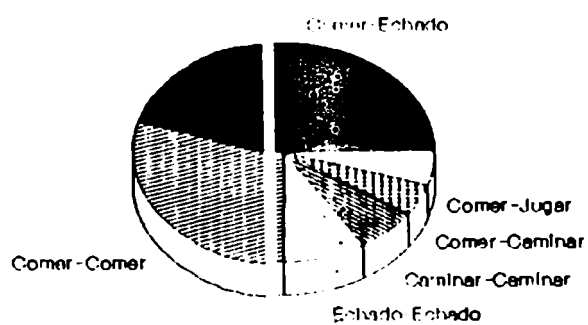
**Figura 8.10:** Asignación de tiempo a distintas actividades que realizan las madres en los dos ámbitos y meses.

### Campo - Tercer mes

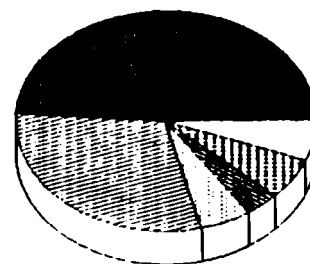


### Corral - Tercer mes

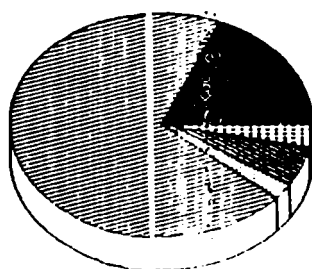




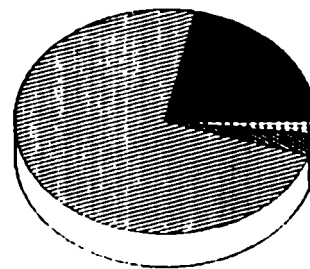
*Campo - Primer mes*



*Corral - Primer mes*



*Campo - Tercer mes*

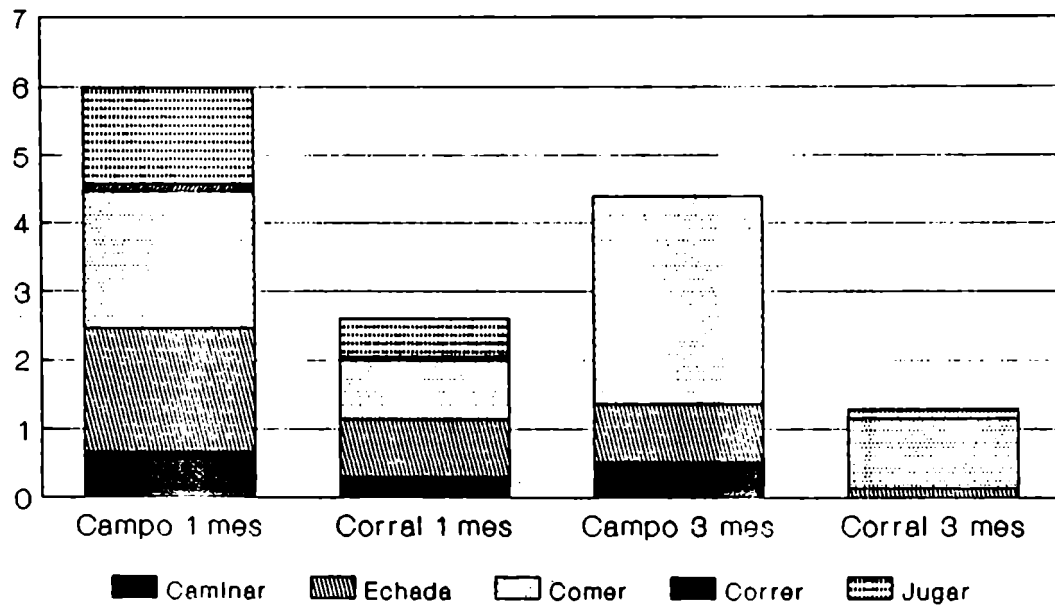


*Corral - Tercer mes*

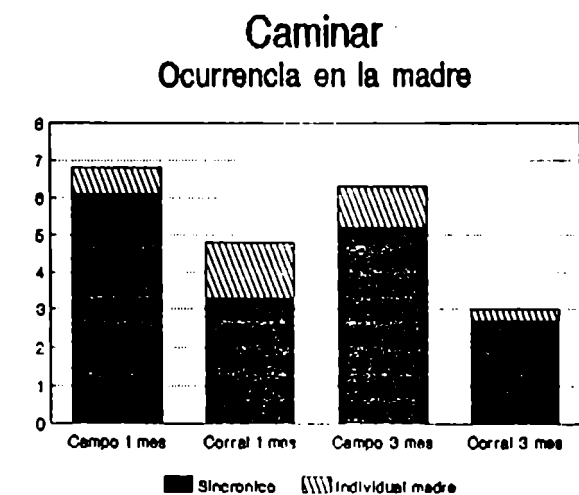
**Figura 8.9:** Frecuencia de los distintos pares sincrónicos sobre el total de registros en cada mes y ámbito. Existen diferencias estadísticas entre los meses ( $p < 0.05$ ).

# Alerta

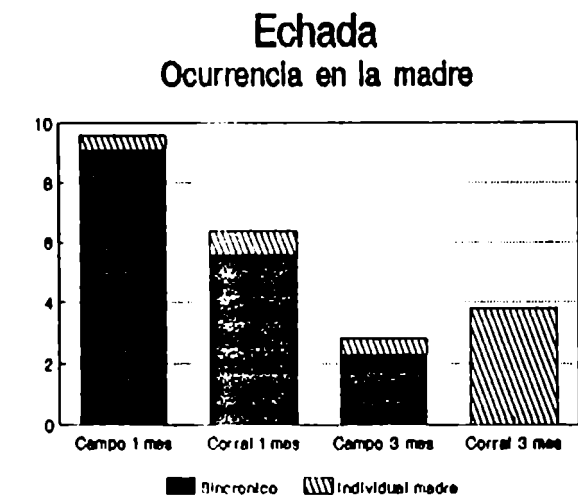
## En la madre en relacion a la cria



**Fi ura 8.12:** Porcentaje del comportamiento alerta de la madre y actividades si ultáneas por parte de la cría.

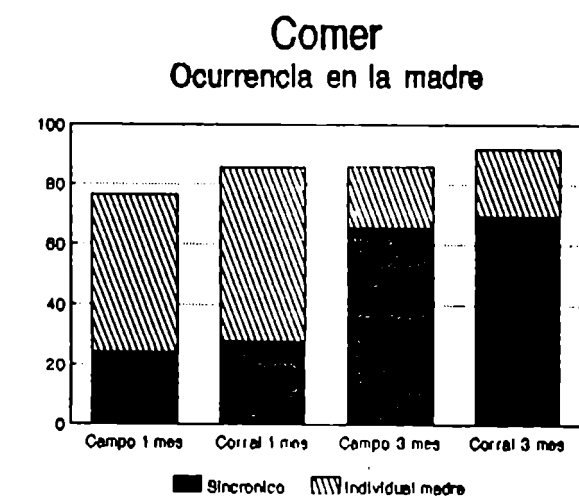


Sincronía con la cría

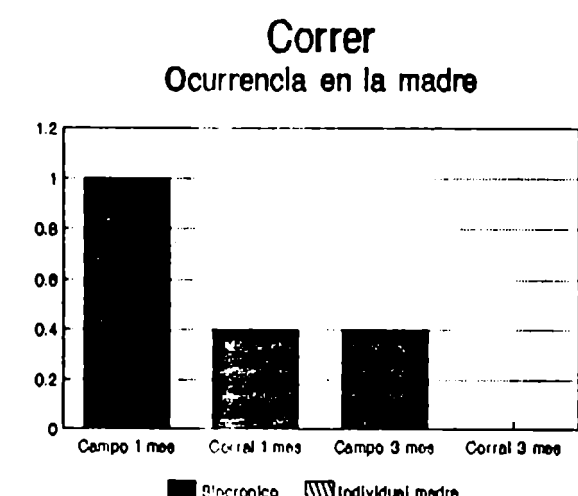


Sincronía con la cría

**Figura 8.11:** Sincronía en función de la madre: Asignación de tiempo a distintas actividades por parte de la madre y porcentaje del mismo que es simultáneo con la misma actividad por parte de la cría.



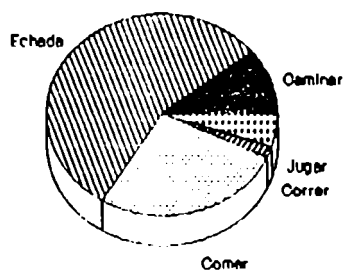
Sincronía con la cría



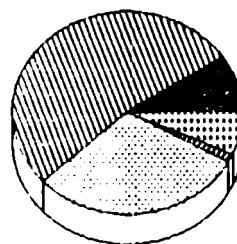
Sincronía con la cría



### Campo - Primer mes Crías

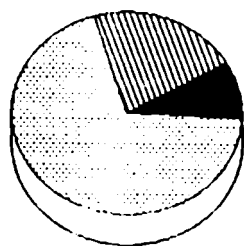


### Corral - Primer mes Crías

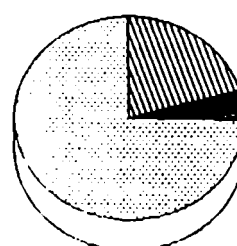


**Figura 8.13:** Asignación de tiempo a distintas actividades que realizan las crías en los dos meses y ámbitos.

### Campo - Tercer mes Crías



### Corral - Tercer mes Crías



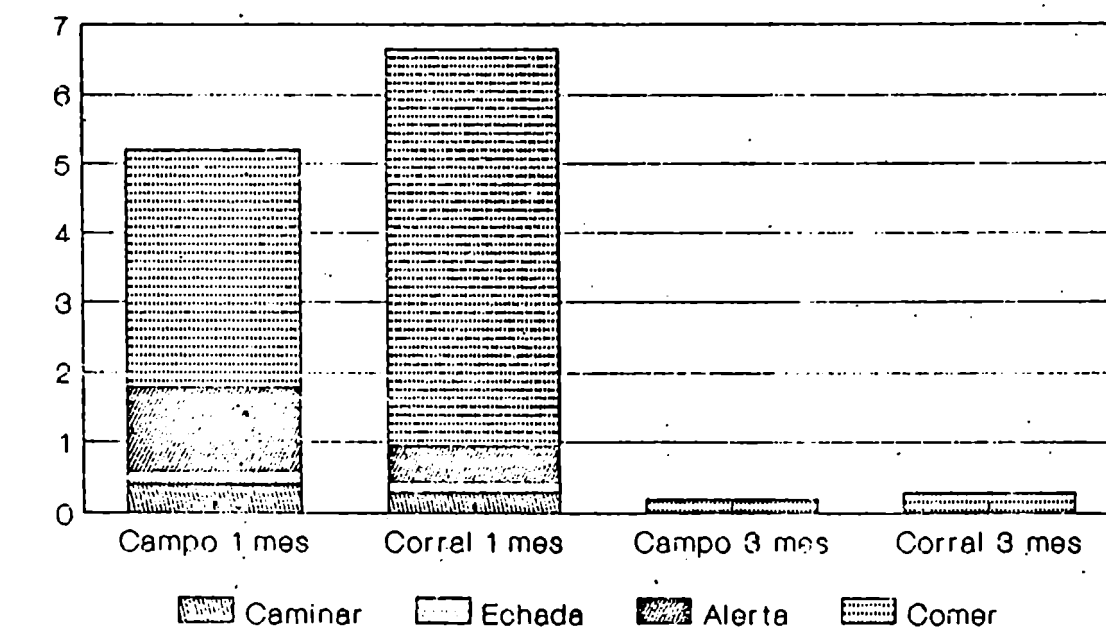
(figura 8.12). En cambio en el tercer mes, la actividad principal de las crías fue comer y estar echadas.

**Sincronía en función de la cría:** En la figura 8.13 se observa la distribución de tiempo que las crías asignaron a distintas actividades. Hay diferencias en los comportamientos "estar echadas", "comer" y "jugar". Las crías descansaron menos, comieron más y jugaron menos en el tercer mes (estos datos concuerdan con los encontrados en la Parte 1 de este capítulo). En la Figura 8.14 se puede observar la "sincronía" SC cuando  $i=j$ . O sea se grafica la simultaneidad de conductas cría-madre. Se testearon con los porcentajes que se esperarían si las conductas de las crías fueran independientes. Las crías fueron independientes de sus madres cuando caminaban (Kolmogorov-Smirnov  $p>0.10$ ), estaban echadas ( $p>0.10$ ) y corrían ( $p>0.10$ ). En cambio, las crías se alimentaron mientras las madres forrajeaban ( $p<0.01$ ).

En el primer mes de vida de las crías, mientras éstas jugaban (Figura 8.15), las madres forrajeaban, estuvieron alertas y caminaron. En el tercer mes las madres comieron mientras las crías jugaban.

**Distancia:** Durante el primer mes, las madres se desplazaron manteniendo con su cría una distancia 1 (mínima) en un 79.3% (campo) y 63.3% (corral), mientras que las crías lo hicieron en un 58.3% y 28.8%. Los desplazamientos a distancia 4 (máxima) fueron poco frecuentes para las madres (8.3% y 36.3%) y más frecuentes para las crías (19.3% y 63.5%). Esto significa que cuando los animales se desplazaron en el **primer mes**, fueron las madres las encargadas de disminuir la distancia. La distancia 1 tiene también un mayor porcentaje en las madres cuando se echan. En el comportamiento comer (comer-comer) en el primer mes, ambos miembros de las duplas se mantuvieron a distancias intermedias mientras que en el tercer mes tendieron a hacerlo mas alejadas. Tanto en el campo como en el corral, el comportamiento de alerta de las madres y el juego de las crías ocurrieron a distancias máximas.

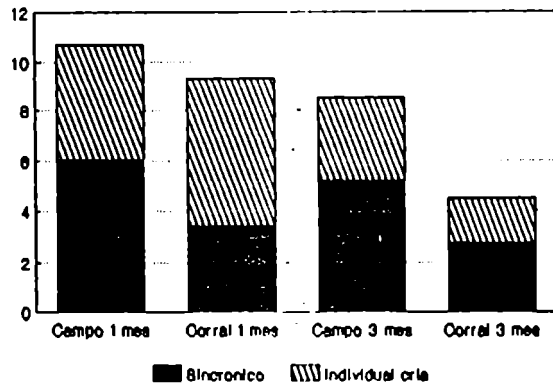
## Jugar Cria



Sincronía con la madre

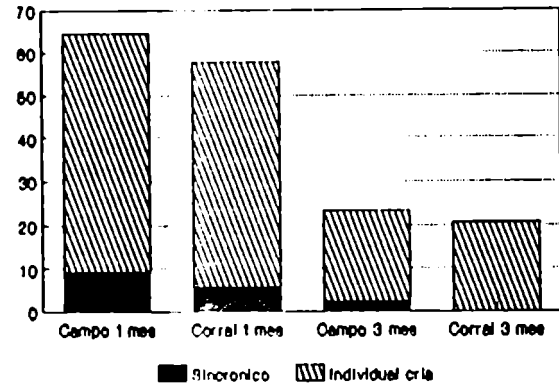
Figura 8.15: Porcentaje del comportamiento jugar en la cría y actividades simultáneas por parte de la madre.

### Caminar Ocurrencia en la cña



Sincronía con la madre

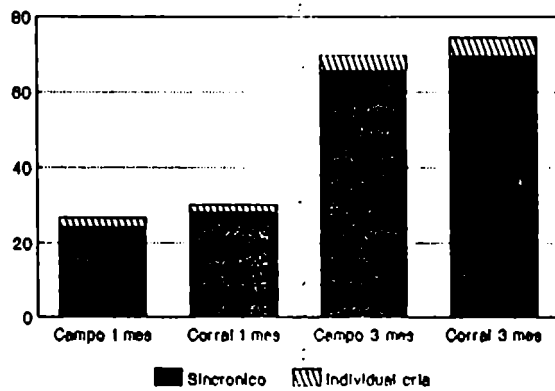
### Echada Ocurrencia en la cña



Sincronía con la madre

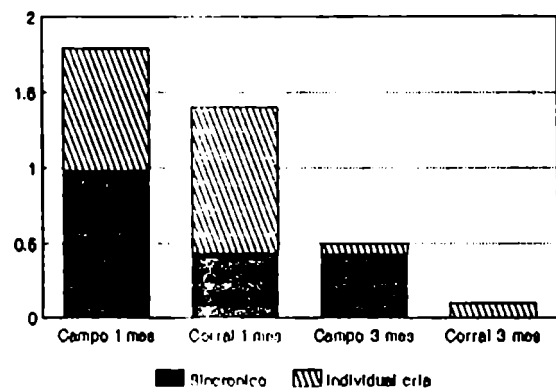
**Figura 8.14:** Sincronía en función de la cña: Asignación de tiempo a distintas actividades por parte de la cña y porcentaje del mismo que es simultáneo con la misma actividad por parte de la madre.

### Comer Ocurrencia en la cña



Sincronía con la madre

### Correr Ocurrencia en la cña



Sincronía con la madre

## DISCUSION

Las crías de vicuñas tendieron a estar menos tiempo echadas y más tiempo comiendo a medida que iban creciendo. Este tipo de cambio tiempo-dependiente en las conductas de las crías ha sido observado en otros ungulados (Ralls et al. 1987). Es probable que estos cambios conductuales estén orientados a compensar el incremento en el gasto energético que ocurre a medida que la cría es mas grande. En el primer mes de vida de la cría, el par sincrónico más frecuente fue "comer-estar echada" y luego "comer-comer", mientras que en el tercer mes estas frecuencias se invirtieron. Las madres no corrieron sino lo hacían también las crías, pero éstas lo hicieron independientemente de la madre. Esta conducta junto con "jugar" es una actividad motriz importante para la exploración del ambiente (Simpson et al. 1986). Algo parecido ocurrió con el comportamiento "caminar": las crías fueron mas independientes y se alejaron más, mientras que las madres fueron dependientes y tendieron a acercarse. Estos resultados refuerzan los obtenidos en el análisis del conflicto materno-filial (Parte 1).

Como se ha mencionado repetidamente en este capítulo, el peligro de predación sobre las crías parece ser una de las presiones de selección principales que operan sobre la conducta de las hembras durante el período reproductivo. Hofmann et al. (1983) encontraron evidencias de predación sobre crías recién nacidas, y en este estudio se observaron varias crías pequeñas predadas por zorros. En otros capítulos, ya se ha sugerido que una estrategia antipredatoria de las hembras sería la formación de grupos que incrementan la eficiencia de la detección de eventuales predadores. En esta parte del trabajo, se ha encontrado que las madres están más alertas cuando sus crías juegan o comen alejadas, es decir cuando son más susceptibles al ataque de predadores. Esta sería otra estrategia maternal de reducción del riesgo de predación de sus crías.

La cantidad de tiempo en el cual la madre y la cría están echadas simultáneamente a una distancia "un largo hembra"

durante la primer semana de vida de la cría, es uno de los índices (el índice de Walther) que se utiliza para la clasificación de "oculto" o "seguidor" de las duplas madre-cría de ungulados (Ralls 1987) (ver introducción de esta parte). En la vicuña, la madre tiende a echarse cerca de su cría y es dependiente para hacerlo lo que la clasificaría como especie del tipo "seguidora", mientras que la cría lo hace más alejada de su madre.

Otros resultados que demuestran la característica de "seguidor de las duplas madre-cría de vicuña es el aumento gradual de la distancia entre la madre y la cría. También los porcentajes de tiempo iniciales a 1 coinciden con los datos de la bibliografía sobre el tipo seguidor (Ralls et al. 1987). El ambiente de la zona de estudio, si bien es abierto, tiene pastos altos y por lo tanto es intermedio posibilitando a las crías esconderse. No obstante ello, las crías se echaron en zonas de peladar o de suelo desnudo y no utilizan a la "Chillagua" como escondite.

La vicuña es seguidora, pero, ¿quién sigue a quien? En los datos se observa que fue la madre la encargada de disminuir la distancia en los desplazamientos y que fue dependiente de la cría para desplazarse. Por lo tanto es la madre la que sigue a la cría. Muchos de los trabajos sobre la clasificación de ungulados se basan en datos de duplas en cautiverio y las variables más importantes tienen que ver con la distancia. Como se ve en este trabajo la interacción distancia por ámbito fue significativa (ver Parte 1), por lo tanto sería una crítica a este tipo de trabajos. La relación materno-filial, a pesar de ser la interacción más duradera en la mayoría de los ungulados (Gosling 1986), tiene variaciones en función del ambiente, la disposición de alimento y la existencia de "zonas de protección" para evitar la predación de las crías. Estos tres factores son artificiales en los zoológicos y nuevamente ensombrecen las descripciones de las duplas.

Con este trabajo podemos incluir a la vicuña en el tipo seguidor, junto con el camello, que es el otro camélido que ha sido estudiado (Ralls et al. 1987).

Figura 8.16: Etapa inicial del parto.



#### Parte 4:

### EL PARTO Y LAS CRIAS

#### El parto

Es poca la información previa sobre la parición y primeros días de vida de la vicuña. Durante este trabajo, se registraron 16 partos, 10 en febrero 3 en marzo y 3 en abril. La siguiente es una descripción de un parto registrado el 4 de marzo de 1987. Comenzó a las 1000 hs, momento en el que se observó a una hembra preñada que había sido identificada varios días antes caminando en círculos, con el rabo levantado, alejándose un poco de su familia. A las 10.45 hs. sobresalían las patas de la cría (Figura 8.16) y a las 11.00 hs. las patas, la cabeza y el cuello (Figura 8.17). Durante todo el parto la madre se mantuvo parada. A las 1105 la madre tomó la postura de excreta y parió a la cría, que cayó al suelo. Durante 20 min. la cría permaneció echada y la madre la lamía. La cría comenzó los intentos para pararse a las 11.20 y logró mantenerse en pie a las 11.40 (35 minutos después de nacer). Luego la madre y la cría estuvieron echadas por media hora. Los miembros del grupo familiar se acercaron y olieron a la cría. A las 12.26 hs. la cría se amamantó (los primeros intentos fueron fallidos) y a las 12.35 hs. dió sus primeros pasos. La madre expulsó la placenta a las 12.40 hs. y no la olió ni la comió.

Las características de este tipo de parto, es decir, que ocurra de mañana; que la madre no coma la placenta y que la cría camine a las pocas horas, serían adaptaciones para disminuir el riesgo de predación crepuscular y es típico de las crías "seguidoras" (Lent 1974) (Ver Parte 3).

A los cuatro días de vida de esta cría se observó un comportamiento de interacción madre-cría muy interesante y que no ha sido mencionado en los trabajos citados en esta tesis, (también se observó en otras duplas madre-cría con crías menores



de una semana  $n=5$ ): Estando echadas, la madre (rumiando) y la cría en contacto, esta última se incorporó y comenzó a olisquear el hocico de la madre: inmediatamente, la madre comenzó a lamer la cabeza de la cría (Figura 8.16) y abrió la boca, pasando parte del material que estaba rumiando a la boca de la cría. Se cree que así la madre "transfiere" parte de su flora ruminal para que la cría pueda digerir su primer alimento vegetal. Al día siguiente de observar esta interacción la cría comenzó a mordisquear el pasto (5 días). Un par de días después, la cría ya se alimentaba de pasto.

### **Actividad de las crías**

Las crías tuvieron ritmos de actividades según la hora del día y el ámbito. Tanto en el campo como en el corral las crías se alimentaron la misma cantidad de minutos por hora en el primer mes ( $x=13.7$ ,  $sd=5.15$ ) ( $t$  de Student:  $t=0.021$ ,  $p>0.25$ ). Pero en el campo lo hicieron con mayor frecuencia a la mañana y en el corral a la tarde por lo que se encontró una interacción positiva entre el ámbito y el momento del día (ANOVA 2 factores, medidas repetidas  $F=68.7$ ,  $p<0.05$ ). Con una regresión se analizaron los cambios en las conductas de las crías en el campo a lo largo del día, encontrándose que los animales van dejando de alimentarse ( $y=23.3 - 3.4x$ ,  $p<0.05$ ) y comienzan a descansar a medida que avanza el día.

**El juego:** Las experiencias sociales de los mamíferos en edades tempranas involucran al juego (Byers 1984). "Juego es toda actividad motora que se realiza luego del nacimiento (que parece no tener propósito) donde patrones de movimientos de otros contextos son utilizados con forma modificada y en una secuencia temporal alterada" (Bekoff y Byers 1981). Se han sugerido varios beneficios que acarrea jugar que van desde el ejercicio físico hasta el establecimiento de lazos sociales. Sin embargo, es difícil medir la relación entre una conducta que

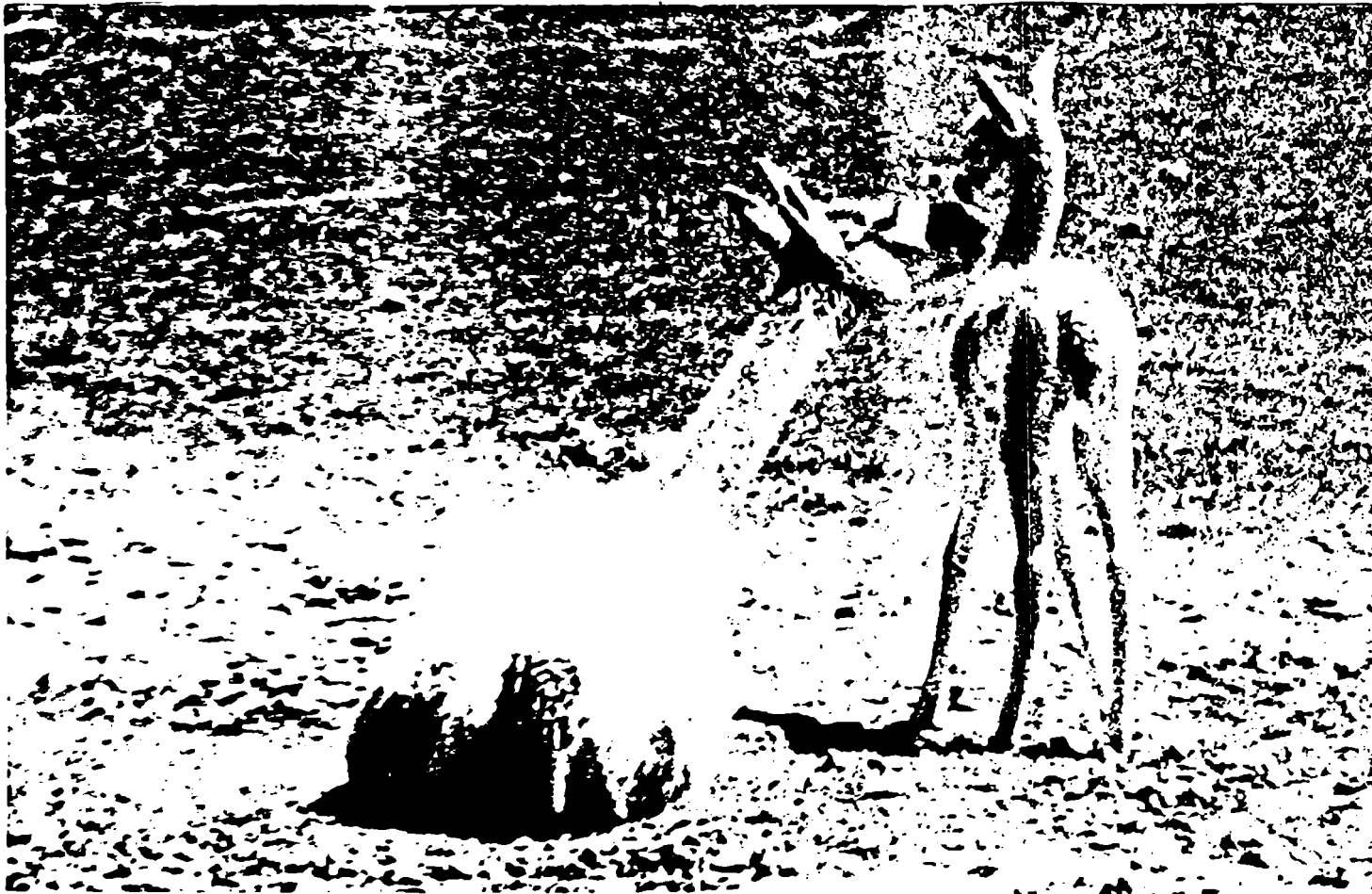
**Figura 8.17:** Etapa avanzada del parto.



ocurre a temprana edad con el éxito reproductivo del animal que la ejecuta. Y, por lo tanto, no resulta simple establecer el valor adaptativo del juego. (Smith 1982, Byers 1984). De cualquier manera la interpretación más aceptada es que el juego sería un "entrenamiento motor".

Se analizaron 54 ocurrencias de juego con el método de registro de "Todas las ocurrencias" (Altman 1974), el 70% involucraban a dos crías y el 20% a tres crías. Sólo el 11.1% fue realizado entre crías de un año. Por otro lado, las crías jugaron con otras pertenecientes a su misma familia en un 81%, mientras que lo hicieron con crías de otras familias en un 19%. El juego ocurrió principalmente por la mañana ( $x = 2.69$   $s = 2.11$ ) siendo significativamente menos frecuente durante la tarde (tarde  $x = 0.75$   $s = 1.3$ ) (ANOVA  $F = 9.05$   $gl = 1, 30$   $p < 0.01$ ). El juego fue principalmente locomotor (corridas, saltos) y de pelea simulada (entrecruzamiento de cuellos, mordiscos, patadas, y revolcarse uno sobre otro animal).

**Figura 8.18:** "Intercambio" entre la madre y la cría. La madre estaba rumiando y lamía a la cría.



## CAPITULO NUEVE

### Conclusiones

### Introducción

En los capítulos anteriores se ha realizado una descripción general de la ecología comportamental de las vicuñas en la época reproductiva y un acercamiento hacia aspectos del valor adaptativo en su comportamiento reproductivo.

En todos los capítulos donde se miden los comportamientos de ambos sexos encontramos importantes diferencias entre los machos y las hembras. Cuando analizamos las distancias vemos que los solteros permanecieron y se movieron "en bloque", mientras que las hembras mantuvieron una distancia inter-individual promedio entre 2 y 3 metros independientemente de las variables medidas (tamaño de grupo, actividad, variables ambientales) y los machos territoriales siempre estuvieron más lejos. Cuando analizamos la asignación de tiempo a distintas actividades vemos que las hembras comen casi el 90% de su tiempo, mientras que los machos varían la asignación de tiempo en función del número de hembras y crías en sus familias. También encontramos que los machos y hembras agreden con distinta frecuencia y nivel.

Las diferencias entre las conductas de los dos sexos son evidentes a punto tal que el tratamiento estadístico de los resultados resulta redundante. Estos contrastes ocurren también en otros ungulados y llevaron a Clutton-Brock et al. (1982) a adoptar la idea de Trivers (1972) de pensar a los dos sexos como si fueran distintas especies en su trabajo con ciervos colorados.

También Clutton-Brock determina que cuando se estudia la ecología reproductiva a nivel individual es claro que aparezcan las respuestas comportamentales a las presiones de selección que son distintas en machos y hembras. Siguiendo el punto de vista de estos autores, se presentarán parte de las conclusiones, separando las estrategias reproductivas de los machos y de las hembras.

### Las hembras

La clave para entender la sociobiología de los mamíferos es la leche (Wilson 1976). Las vicuñas hembras realizan la mayor parte de la inversión energética y de cuidados de las crías, como en otros mamíferos ungulados (Gosling 1969, Lent 1974). Su éxito reproductivo depende de la crianza y por lo tanto de la transferencia de energía que realizan del pasto a la placenta (mientras gestan) y/o a la leche (mientras amamantan) (Clutton-Brock et al. 1982). En los antílopes, la mayor mortalidad de animales ocurre durante el primer mes de vida y las hembras tienden a agruparse para evitar la predación sobre sus crías (Gosling 1986). En caballos silvestres, Rubenstein (1986) encuentra que aquellas hembras que pertenecen a harenes territoriales tienen mayores probabilidades de que su cría llegue al año de edad, y esta probabilidad aumenta con el número de hembras en el grupo. Estas hembras también se alimentan aproximadamente un 9% mas por hora que las hembras de harenes no territoriales. En trabajos a largo plazo (longitudinales) se llega a determinar qué componente del éxito reproductivo es el más importante. En el caso del ciervo colorado, Clutton-Brock et al. (1988) encuentran que la sobrevivencia de la cría al invierno es fundamental. Esta sobrevivencia depende del peso al nacer y por lo tanto de la nutrición recibida a través de la madre y del estado general de ésta. Las vicuñas comieron el 90% de su tiempo a una distancia entre dos y tres metros y las hembras preñadas comieron más que las hembras "sin panza". Grupos de hembras comiendo y criando son la típica agrupación de ungulados (Estes 1974); y en las vicuñas, las hembras se mantuvieron cohesionadas independientemente de su conducta y del tamaño del grupo que conforman.

Las hembras compiten entre sí por los recursos alimentarios (Clutton-Brock et al. 1982) y por lo tanto el espacio individual sería un "área protegida" de alimentación. La agresión entre

hembras es común en los mamíferos (Thouless y Guinness 1986) y en el caso de las vicuñas conformó el 35% de las agresiones que emitió una hembra. También mediante la agresión, las hembras evitaron que las crías de un año se amamanten (19%) y expulsaron a las crías de otras familias (39%). En los mamíferos, las hembras aumentan su éxito reproductivo con la eficiencia en la crianza, pero deben ajustar la entrega de energía a cada cría de manera tal de maximizar el número de crías sobrevivientes. El modelo de conflicto materno-filial (Trivers 1974) describe esta situación. Algunas predicciones del conflicto se pusieron a prueba y fueron apoyadas por los resultados con las vicuñas. Las interacciones de las duplas madre-cría estuvieron inicialmente determinadas por la madre, quien fue la encargada de mantener la distancia con su cría y seguirla durante el primer mes de vida, mientras la cría "exploraba el mundo". En el tercer mes fue la cría la que se acercó a su madre. Las madres de vicuña finalizaron el 95% de los amamantamientos y rechazaron más intentos de sus crías cuando estas tuvieron tres meses. Las vicuñas pertenecen al tipo **seguidor** y en el análisis de la sincronía entre la madre y la cría encontramos que fue la madre la que siguió a la cría. Las crías tendieron a formar "clubes" y jugaron principalmente corriendo y peleando.

Hubo algunas variaciones en la relación materno-filial en función del ámbito, principalmente en función de la distancia entre la madre y su cría.

### Los machos

Los machos de vicuña que se reproducen son aquellos que monopolizan hembras (Koford 1957, Franklin 1974, 1982, 1983, Cajal 1985, Glade y Cattán 1987, Bosch 1987, este trabajo). En esta tesis se encontraron varias evidencias de que el defender un área con hembras permite al macho aumentar su éxito reproductivo. El territorio fue defendido directamente mediante agresiones (selección intrasexual) e indirectamente mediante la vigilancia y mantenimiento.



Se encontró que la distancia entre el macho y su grupo de hembras dependió del tamaño del grupo. Además, aquellos machos con mayor número de hembras se alejaron (realizando conductas ligadas a la defensa territorial como caminar y correr) a mayor distancia. Finalmente, aquellos machos con familias de mayor tamaño fueron los más agresivos y los que ganaron más contiendas territoriales. Aunque encontrar correlaciones no significa encontrar causalidades, estas relaciones entre las distintas conductas de los machos y el número de hembras en sus familias indica un modo indirecto de estudiar el éxito reproductivo de los machos. Si la defensa territorial evolucionó como la estrategia reproductiva más eficiente de los machos de vicuña y si se asume una relación directa entre número de hembras y los **beneficios** obtenidos en términos de éxito copulatorio en la temporada reproductiva, entonces se predice este tipo de correlaciones entre la intensidad de la defensa territorial y la medida utilizada de éxito reproductivo.

Sin embargo, los beneficios de la territorialidad medidos como número de apareamientos obtenidos en una temporada tienen un contraparte en los perjuicios o **costos** que un exceso en la actividad de defensa territorial puede acarrear en el éxito reproductivo de esa temporada y de futuras. Clutton-Brock et al. (1979) observaron que comúnmente los machos dominantes de ciervos colorados heridos en contiendas perdieron todas las hembras de su harén. En este trabajo se encontró que una medida del costo de la defensa territorial - i.e., la disminución del tiempo diario disponible para alimentarse - disminuyó drásticamente para aquellos machos de vicuñas con más de cuatro hembras. También en el ciervo colorado los costos de la reproducción pueden medirse en disminución del tiempo que comen, estos machos pasan de comer el 44% de su tiempo a sólo el 5% durante la brama y pierden aproximadamente el 20% de su peso corporal (Clutton-Brock et al. 1982).

El número de hembras por familia de vicuña ha sido repetidamente citado como de tres o cuatro hembras. Se puede sugerir que este tamaño de familia es en parte el resultado del balance entre costos y beneficios de la defensa territorial de los machos.

### El Sistema de Apareamiento

En los trabajos de Franklin (1974, 1983), se describe al sistema de apareamiento de la vicuña en Pampa Galeras como "poliginia de defensa de recursos" (Emlen y Oring 1977). Luego, los trabajos posteriores asumen este sistema de apareamiento aún cuando sus propios datos lo contradicen como en el caso de Bosch (1987) quien encuentra (como esta autora) que los machos de vicuña "arreean" hembras y no sólo defienden recursos.

Es común encontrar variaciones poblacionales en la estructura del sistema de apareamiento en varias especies de vertebrados (Lott 1984). El sistema de apareamiento, como otras interacciones sociales es susceptible de cambios en función de variables como por ejemplo la densidad, la estructura etaria de los animales y las características propias de cada población. Un ejemplo muy interesante es el del corzo europeo (Dama dama) que dependiendo de las distintas poblaciones, la distribución de recursos y la densidad, tiene un sistema de apareamiento de defensa de territorios (Chapman y Chapman 1975, Verckermann y Hansen 1983), de defensa de hembras (Pamberton y Balmford 1987) o de lek (Schall 1986, Pemberton y Balmford, Clutton-Brock et al. 1988, 1989, Apollonio et al. 1989).

También se encontraron variaciones en el sistema de apareamiento del antílope americano (Antilocapra americana) en una población que sufrió un invierno muy hostil y que significó una alta mortalidad de machos. En este caso el sistema era territorial y pasó a ser de defensa de hembras (Byers y Kitchen 1988).

La otra especie de camélido silvestre sudamericano, el guanaco, tiene una distribución muy amplia y ocupa varios ambientes muy diferentes entre sí desde el nivel del mar hasta los 4500 metros de altura. El sistema social de esta especie es muy flexible con grandes cambios en las distintas poblaciones.

Existen poblaciones sedentarias y poblaciones migratorias. También hay variaciones en las agrupaciones sociales con grupos de hembras solas, grupos familiares o grupos mixtos. En algunas poblaciones los machos defienden territorios y en otras monopolizan hembras. O sea, existe una importante variabilidad interpoblacional (Franklin 1983).

En Abrapampa los machos de vicuña defienden zonas de uso exclusivo y también arrean hembras. La zona es defendida con altas frecuencia e intensidad y la defensa de hembras ocurre en una baja medida, por lo que sería secundaria pero suficiente como para que las hembras no puedan moverse libremente entre territorios. Por otro lado, al ser la vegetación bastante homogénea (es un pastizal de altura), el "recurso" que necesitan las hembras y que los machos defienden no sería tanto el alimento, como un "lugar sin disturbios" donde las hembras puedan comer el 90% de su tiempo sin interferencias.

Por lo tanto el sistema de apareamiento si bien es básicamente territorial (con uso exclusivo de una zona) incorpora además, elementos de la "poliginia de defensa de hembras" o "haren". Este sistema sería similar al encontrado por Rubenstein (1986) en caballos silvestres, donde algunos machos defienden territorios exclusivos con hembras que también son defendidas. Rubenstein mide los costos (en frecuencia de agresiones) de defender una zona con hembras y de defender harenes no territoriales y demuestra que es más "económico" defender un territorio que defender hembras.

Los resultados de este trabajo de tesis llaman la atención sobre la plasticidad de los sistemas de apareamiento, ya que son un reflejo de la interacción conducta-ambiente que es la base de la evolución del comportamiento social y también el de evitar el error de intentar "encajar a presión" los datos de las poblaciones naturales en los casilleros de las teorías. Krebs y Davies (1981) sugieren que categorizar especies en términos de su "sistema de apareamiento" sólo es útil cuando se hacen comparaciones gruesas entre taxones. También determinan que existen variaciones en los sistemas de apareamiento dentro de la misma especie e inclusive dentro de la misma población.

### Dimorfismo sexual

Todos los autores que trabajamos con vicuñas estamos de acuerdo en que existe una fuerte presión de selección intrasexual sobre los machos. La territorialidad, la agresividad y la monopolización de hembras, generan ventajas adaptativas para aquellos individuos con mayor tamaño y "armas estructurales" (i.e., cuernos) y por lo tanto el dimorfismo sexual es lo común en los ungulados poligínicos (Clutton-Brock et al. 1982). El Orden Artiodáctila es uno de los órdenes de mamíferos en donde ha evolucionado el dimorfismo sexual extremo favoreciendo a los machos (El dimorfismo es definido como la relación peso del macho/peso de la hembra mayor que 1.6) (Ralls 1977).

Las vicuñas carecen de dimorfismo y sólo Koford (1957) menciona que los machos tendrían un diente caniniforme más grande que las hembras; esta apreciación no se repite en los trabajos posteriores. La pregunta es, entonces: **Porqué las vicuñas no son dimórficas ?**.

Las condiciones ambientales de la puna son muy hostiles, con inviernos con temperaturas de  $-25^{\circ}\text{C}$ . La calidad nutricional y la biomasa en pie de la vegetación disminuyen mucho en esa época del año (Pfister et al. 1989) y por o tanto es un momento crítico. En los ungulados dimórficos donde los machos son mas grandes que las hembras, existe un límite de tamaño para el macho (Clutton-Brock et al. 1982). El dimorfismo tiene un costo energético que obliga al macho a alimentarse más (Clutton-Brock et al. 1982). En este trabajo se obtuvieron evidencias de que son las hembras las que se "seleccionan" para la adquisición de recursos mientras que son los machos los que se "seleccionan" para pelear. La selección que opera a través de la "hambruna invernal" estaría anulando la posibilidad de aparición de caracteres sexuales secundarios entre los machos de vicuñas. El trabajo citado anteriormente realizado en el antilope americano

(Byers y Kitchen 1988) describe una mortandad invernal catastrófica del 75% de los machos adultos. Por otro lado, en la isla de Rhum donde se realiza el trabajo de ciervos colorados, Clutton-Brock (1982) describe una disminución "dramática" (p. 275) del tamaño de la cornamenta en los machos juveniles como consecuencia del aumento de densidad. Este autor menciona otros trabajos con resultados similares (Richie 1970, Roseberry y Klustra 1974, Mc. Cullough 1979) y afirma que las características sexuales secundarias son menos prioritarias en el crecimiento y están subordinadas a la oferta ambiental. La vicuña vive en un ambiente sumamente hostil que no tendría un "plus" energético ambiental para el dimorfismo.

Otra explicación para la carencia de dimorfismo sexual se basa en la inversión parental del macho. Cuando los machos realizan una importante inversión parental, muestran poco dimorfismo sexual (Kleinman 1977) y este sería el caso de las vicuñas defendiendo territorios donde viven las crías hasta los ocho meses de edad. Las crías se alimentan de los vegetales del territorio en forma indirecta, o sea como "leche" y en forma directa pastando, también en el territorio encuentran un espacio sin agresiones de conspecíficos. La alta inversión parental disminuye el grado posible de monopolización de hembras (Trivers 1972). Las cebras tienen un número de hembras por macho similar al de las vicuñas (entre 4 y 5 hembras) y también carecen de dimorfismo sexual (Klingel 1977).

Para Franklin (1983) la carencia de dimorfismo sería una consecuencia de que las hembras no eligen al macho sino a su territorio, y por lo tanto estos no tienen que desplegar conductas de cortejo. No estoy de acuerdo con esta apreciación ya que la competencia entre machos existe independientemente de la elección de la hembra y por lo tanto se verían favorecidos aquellos machos con mayor peso.

No hay estudios sobre el dimorfismo en otras especies de camélidos; sería interesante ver tanto en los domésticos sudamericanos como en el guanaco y las especies asiáticas si existen o no poblaciones con diferencias en el tamaño entre los sexos y cual es su sistema de apareamiento.

Tal vez la falta de dimorfismo sea simplemente un "constreñimiento" de la historia filogenética de la familia camelidae.

### La vicuña y el éxito reproductivo

Las adaptaciones comportamentales de la vicuña generan una serie de preguntas muy interesantes. Deberían estudiarse la existencia de los territorios anuales en las reservas distintas a Pampa Galeras (donde sí ocurre) porque la comprobación de este fenómeno la convertiría en una especie única dentro de los ungulados con cuidado parental a las crías por parte del macho hasta casi el año de edad.

En este trabajo de tesis se midió el éxito reproductivo de los machos como el número de hembras y crías en sus familias. Esto es altamente probable porque la estabilidad familiar es una característica de la especie (Franklin 1974) y por lo tanto las hembras de cada familia tienen crías con su macho territorial. También porque sólo los machos con familias se reproducen (Koford 1957, Franklin 1974, 1983). Una medición del éxito reproductivo "mas real" es la que se realiza en los trabajos longitudinales, donde se sigue a los animales marcados desde el nacimiento hasta que se mueren naturalmente y se relacionan sus tácticas con el éxito reproductivo del individuo y se ve cuáles son los componentes del éxito reproductivo más importantes. En el libro de Clutton-Brock "Reproductive Success" (1988) se describen varios trabajos longitudinales. Obviamente se debe contar con una continuidad de índole económica, de infraestructura, de equipo técnico y humano y de política científica que hace que este tipo de trabajo en mamíferos sean difícilmente realizables en países como el nuestro. Por otro lado en ese mismo libro aparece varias veces el dato que sólo un porcentaje de los machos es el que se aparea y muchos no lo hacen nunca. Por lo tanto estudiar a los que sí lo hacen habla de su éxito reproductivo, aún cuando el trabajo sea un corte transversal. En el ciervo colorado, los machos monopolizan

hembras en cada temporada reproductiva y el tamaño del harén cambia día a día y en las distintas horas del día. La estabilidad anual de las familias de vicuñas sería un aspecto importante para la validez de los trabajos transversales.

Con respecto a las subdivisiones del sistema social (subsistemas: apareamiento, crianza y explotación de recursos y evitación de la predación) se han descripto los tres sin olvidar que estas subdivisiones son artificiales y que un animal opera varios subsistemas simultáneamente. Por ejemplo un macho territorial defendiendo un territorio se asegura hembras, recursos para las crías y una zona para alimentarse él mismo.

### Perspectivas

Hay que seguir estudiando a la vicuña. Debería realizarse un relevamiento de las poblaciones argentinas y sobre todo estudiar la relación entre la conducta y el ambiente dado que algunos datos permiten inferir que, por ejemplo, la vicuña no es territorial en Laguna Blanca-Catamarca (Hofmann y Otte 1983, Cajal 1985, Vilá en prep), como sí lo es en el INTA. Los datos científicos y de ecología comportamental son fundamentales para realizar planes de manejo, donde la organización social de la especie es un factor muy importante a tener en cuenta (Rabinovich et al. 1985). No debería existir un divorcio entre la investigación "para el manejo" y la investigación "básica" ya que a veces en los trabajos y modelos sobre manejo se utilizan datos que han sido obtenidos en poblaciones de otros países como consecuencia de no tener suficientes datos de poblaciones propias (Rabinovich et al. 1985). También las descripciones básicas se convierten en "testigo" de los trabajos de manejo.

Este trabajo es uno de los primeros en etoecología de ungulados argentinos. El siguiente paso sería encarar trabajos a largo plazo con animales identificados individualmente. También el estudio de animales con y sin manejo (del estilo de la comparación madre-cría entre el campo y el corral) generaría interesantes datos para una explotación racional de esta especie.

Algunas ideas de explotación de esta especie hablan de la utilización de los animales de las tropas de solteros lo que considero que sería un error ya que las tropas están "probando" los genes de los machos familiares permanentemente y es desde las tropas que se renuevan los machos territoriales. No planteo sólo el estudio de la especie, sino que se tengan en cuenta datos fundamentales de la organización social para el manejo y que en aquellas poblaciones donde se desconoce su etoecología se inicien los estudios previos a las decisiones.



Finalmente, se puede concluir que la vicuña es un animal muy interesante para encarar proyectos de investigación básica en etoecología de ungulados, ya que su organización social y las características de su ambiente permiten la observación directa de los individuos. También desde el punto de vista del manejo ofrece aspectos que la hacen única. La vicuña pertenece a la cultura de la Puna, y existe una asociación muy fuerte entre los coyas y el "rebaño de la Pachamama".

Como investigadora, conjugar temas teóricos tan ricos como el "conflicto materno-filial" o "la asignación de tiempo a distintas actividades" con una especie tan particular y una zona geográfica y cultural única, ha sido y es una experiencia muy importante.

*Blanca*

*Monica*

## BIBLIOGRAFIA

- Alados C.L. y Escos J. 1988. Parturition dates and mother-kid behavior in spanish ibex (Cabra pyrenaica) in Spain. J. Mammal., 69(1), 172-175.
- Alexander R.D. y Borgia G. 1979. On the origin and basis of the male-female phenomena. En "Sexual selection and reproductive competition in insects" (Ed. por Blum M.S. y Blum N.A.). Academic Press. New York.
- Allen W.G y Wittaker I.A. 1970. The determinants of herbage intake by grazing sheep. The interrelationship of factors influencing herbage intake and availability. Austr. J. Agric. Res., 21, 755-766.
- Altmann M. 1952. Social behavior of the elk (Cervus canadiensis nelsoni) in the Jackson Hole area of Wyoming. Behavior, 4, 116-143.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. Behavior, 49, 227-267.
- Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas Acad. Nac. Ciencias de Córdoba, T IV., Bs. As.
- Apollonio M., Festa-Bianchet M. y Mari F. 1989. Correlates of copulatory success in a fallow deer lek. Behav. Ecol. Sociobiol., 25, 89-97.
- Armitage K.B. 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. Oecologia, 48, 36-49.
- Arnold G.W. 1962. The influence of several factors in determining the grazing behavior of Border Leicester x Merino sheep. J. Br. Grassld. Soc., 17, 41-51.
- Baharav D. 1983. Reproductive strategies in female mountain and Dorcas gazelles (Gazella gazella gazella and Gazella dorcas). J. Zool. Lond., 200, 445-453.
- Barash D.P. 1974. Mother-infant relations in captive woodchucks (Marmota monax). Anim. Behav., 22, 446-448.
- Barash D.P. 1974. The evolution of marmot societies: A general theory. Science, 185, 415-420.
- Bateman A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity, 2, 349-368.
- Bateson P. y Young M. 1981. Separation from the mother and the development of play in cats. Anim. Behav., 29, 137-180.

- Bekoff M. y Byers J.A. 1981. A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotor play: And ethological hornet's nest. En "Behavioral Development. The Sielefeld Interdisciplinary Project". (Ed. por Immelmann K., Barlow G.W, Petrinovich L. y Marin M.). pp. 296-337. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Bekoff M., Hill H.L. y Mitton J.B. 1975. Behavioral taxonomy in canids by discriminant function analysis. *Science*, 190, 1223-1225.
- Bekoff M. y Wells M.C. 1981. Behavioral budgeting by wild coyotes: The influence of food resources and social organization. *Anim. Behav.*, 29, 794-801.
- Bekoff M. y Wells M.C. 1986. Social ecology and behavior of coyotes. En "Advances in the study of behavior". Vol 16. Academic Press.
- Berger J. 1988. Social systems, resources and phylogenetic inertia: And experimental test and its limitations. En "The ecology of social behavior" (Ed. por Slobodchikoff C.N.). San Diego. Academic Press.
- Bergerund A.T. 1974. The role of the environment in the aggregation, movement and disturbance behavior of caribou. En "The behavior of ungulates and its relation to management" (Ed. por Geist V. y Walther F.). IUCN. Morges.
- Berman C.M. 1980. Mother-infant relationship among free-ranging Rhesus monkeys on Cayo Santiago: A comparison with captive pairs. *Anim. Behav.*, 26, 860-873.
- Berstein I.S. 1972. Daily activity cycles and weather influences on a pigtail monkey group. *Folia primatol.*, 18, 390-415.
- Bier P. 1987. Sex differences in quality of white-tailed deer diets. *J. Mammal.*, 68(2), 323-329.
- Boness D.J., Anderson S.S. y Cox C.R. 1982. Functions of female aggression during the pupping and mating season of grey seals, Halichoerus grypus (Fabricius). *Can J. Zool.*, 60, 2270-2278.
- Bosch P.C. 1984. Parental investment by a territorial ungulate, the vicuña (Vicugna vicugna Molina 1782). Unpublished Master thesis. Ohio University.
- Bosch P.C. y Svendsen G.E. 1987. Behavior of male and female vicuña (Vicugna vicugna Molina 1782) and its relation to reproductive effort. *J. Mammal.*, 68(2), 425-429.
- Broom D.M. 1981. Biology of behavior. Cambridge University Press. Birghamton, N.Y.
- Brown J.L. 1975. Optimal group size in territorial animals. *J. Theor. Biol.*, 95, 793-810.

- Butler H.E. 1983. Fall suckling behavior in woodland caribou (Rangifer tarandus caribou). Acta Zool. Fennica, 175, 109-111.
- Byers J.A. 1984. Play in ungulates. En "Play in animals and humans" (Ed. por Smith P.K.) pp 43-65. Oxford: Basil Blackwell.
- Byers J.A. y Bekoff M. 1990. Inference in social evolution theory: A case study. En "Interpretation and explanation in the study of animal behavior" (Ed. por Bekoff M. y Jamieson D.). Vol II.
- Byers J.A. y Kitchen D.W. 1988. Mating systems shift in a pronghorn population. Behav. Ecol. Sociobiol., 22, 355-360.
- Cabrera A. 1932. Sobre los camélidos fósiles y actuales de la América Austral. Rev. Mus. La Plata. T XXXIII (3ª serie T IX) 89-117.
- Cabrera A. 1958. Fitogeografía en la Argentina. Suma de Geografía III (II). Bs. As.
- Cabrera A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. "Bernardini Rivadavia". Inst. Nac. de Invest. de las Cs. Naturales. T IV N°2.
- Cabrera A. y Yepes J. 1940. Mamíferos sudamericanos (Vida, costumbre y descripción). Historis Natural Ediar. Cía. Argentina de Editores. 370 pp.
- Cajal J.L. y Amaya J. N. 1985. Estado actual de las investigaciones sobre camélidos en la República Argentina. Secretaría de Ciencia y técnica. Programa Nacional de Recursos Naturales Renovables. Bs. As., CECYT.
- Cajal J.L. 1989. Uso del habitat por vicuñas y guanacos en la Reserva San Guillermo, Argentina. Vida Silvestre Neotropical, 2(1), 21-32.
- Campbell S.S. y Tobler I. 1984. Animal sleep: a review of sleep duration across phylogeny. Neurosci. Biobehav. Rev., 8, 269-300.
- Cardozo G.A. 1975. Origen y filogenia de los camélidos sudamericanos. Academia Nacional de Ciencias de Bolivia., La Paz, 116pp.
- Cardozo G.A. 1981. Evolución poblacional de vicuñas en Ulla-ulla (Bolivia) 1965-1981. Presentado en la IV Convención Internacional sobre camélidos sudamericanos. Punta Arenas. Chile.
- Cassini M.H. 1985. Comportamiento social de las hembras adultas del lobo marino del sur, Otaria byronia (Blainville 1820)

- durante la temporada de cría. Rev.Lat. de Psicología, 17(3), 339-350.
- Cassini M.H. y Vilá B.L. 1990. Cluster analysis of group types of the southern right whale (Eubalaena australis). Marine Mammals Science., 6(1), 17-24.
- Cattell R.B., Bolz C.R. y Korth B. 1973. Behavioral types in purebred dogs objectively determined by taxonomie (A comparative package). Behav. Genet., 3, 205-216.
- Chapman D. y Chapman N. 1975. Fallow deer: their history, distribution and biology. Dalton Press, Lavenham Suffolk.
- Cheney D.L. y Seyfarth R. 1982. Recognition of individuals within and between groups of free ranging vervet monkeys. Am. Zool., 22, 303-318.
- Christensen T.E. y Le Boeuf B.J. 1978. Agression in the female northern elephant seal Mirunga angustirostris. Behavior, 64, 158-172.
- Clutton-Brock T.H., Greenwood P.J. y Powell R.P. 1976. Ranks and relationship in Highland ponies and Highland cows. 2. Tierpsychol., 41, 202-216.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Gibson R.M. y Guinness F.E. 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (Cervus elaphus). Anim. Behav., 27, 211-225.
- Clutton-Brock T.H., Guinness F.E., Albon S.D. 1982. Red deer: Behavior and ecology of two sexes. Chicago: The University of Chicago Press.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. y Guinness F.E. 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offsprings. Anim. Behav., 34, 460-471.
- Clutton-Brock T.H., Green D., Hiraiwa-Hasegawa M. y Albon S.D. 1988. Passing the buck: resource defense, lek breeding and mate choice in fallow deer. Behav. Ecol. Sociobiol., 23, 281-296.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D. y Guinness F.E. 1988. Reproductive success in male and female red deer. En "Reproductive success". (Ed. por Clutton-Brock T.H.). Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Clutton-Brock T.H. 1988. Introduction. En "Reproductive success". (Ed. por Clutton-Brock T.H.). Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Cole B.J. 1980. Repertoire convergence in two mangrove ants Zacryptocerus varians and Camponotus sp. Insectes Soc., 27, 265-275.

- Crook J.H. 1970. Social behavior in birds and mammals: Essays on the social ethology of animals and man. London: Academic Press.
- Crook J.H., Ellis J.E. y Goss-Custard J.D. 1976. Mammalian social systems: Structure and function. Anim. Behav., 24, 261-274.
- Dagg A.I. 1974. The locomotion of the camel (Camelus dromedarius). J. of Zool. Lond., 174, 67-78.
- Dagg A.I. 1979. The walk of large quadrupedal mammals. Can. J. of Zool., 57, 1157-1163.
- Darwin Ch. 1859. On the origin of species. Murray. London.
- Darwin Ch. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray. London.
- Dassmann R.F. y Taber R.D. 1956. Behavior of Columbian white-tailed deer with reference to population ecology. J. of Mammal., 37, 143-164.
- David J.I.M. 1973. The behavior of the bontebok Damaliscus dorcas dorcas with special reference to territorial behavior. Z. Tierpsychol., 33, 38-107.
- Dunbar R.I. y Dunbar E.P. 1977. Dominance and reproductive success among female gelada baboons. Nature, 266, 351-352.
- Duncan P. 1975. Topi and their food supply (Ph.D. thesis) Citado en: Gosling, 1986.
- Duncan T. 1983. Determinants of the use of habitat by hosts in a Mediterranean wetland. J. of Animal Ecol., 52, 93-109.
- Duncan P., Harvey P.H. y Wells S.M. 1984. On lactation and associated behavior in a natural herd of horses. Anim. Behav., 32, 255-263.
- Eberhardt L.E., Hanson E.E. y Cadwell L.L. 1984. Movement and activity patterns of mule deer in the Segebrush steppe region. J. Mammal., 65(3), 404-409.
- Elgar M.A., Pagel M.D. y Harvey P.H. 1988. Sleep in mammals. Anim. Behav., 36, 1407-1419.
- Elwood R.W. 1975. Parental and maternal behavior in the mongolian gerbil. Anim. Behav., 23, 766-772.
- Emlen S.T. y Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science, 197, 215-223.
- Erkinaro E. 1973. Short terms rhythm of locomotor activity within the 24 hr. period in the Norwegian lemming Lemmus lemmus and water vole Arvicola terrestris. Aquilo Ser. Zool., 14, 46-58.

- Erkinaro E., Heikura K., Lindgren E., Pulliainen E. y Sulkava S. 1983. Studies on the daily activity of semi-domestic reindeer (Rangifer tarandus L.) and wild forest reindeer (R. t. fennicus Lonnb) in eastern Finland. Acta Zool. Fennica, 175, 29-31.
- Espmark Y. 1964. Studies in dominance-subordination relations in a group of semi domestic reindeer (Rangifer tarandus). Anim. Behav., 12, 420-425.
- Estes R.D. 1967. The comparative behavior of Thomson's and Grant's gazelles. J. of Mammal., 48, 189-209.
- Estes R.D. 1969. Territorial behavior of the wildebeest (Connochaetes taurinus Burchell 1823). Z. Tierpsychol., 26, 284-370.
- Estes R.D. 1974. Social organization of the african bovidae. En "The behavior of ungulates and its relation to management" (Ed. por Geist V. and Walther F.). IUCN. Morges.
- Fisher R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Fisler G.F. 1969. Mammalian organizational systems. Contrib. Sci. Los Angeles Co. Mus., 167, 1-32.
- Franklin W.L. 1974. The social behavior of the vicuña. En "The behavior of ungulates and its relation to management" (Ed. por Geist V. y Walther F.). IUCN. Morges.
- Franklin W.L. 1982. Biology, ecology and relationship to man of the South American camelids: In Mammalian Biology in South America. (Ed. por Mares M.A. y Genoways H.H.) pp 457-489. Special publications Series N° 6. Pymatuning Laboratory of Ecology. University of Pittsburgh. 539 pp.
- Franklin W.L. 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: The vicuña and the guanaco. En "Advances in the study of mammalian behavior". (Ed. por Eisenberg S.F. y Kleinman D.G.) Special Publ. N°7.ASM.
- Franklin W.L. y Lieb J. M. 1979. The social organization of a sedentary population of North American elk: A model for understanding other populations. pp 185-198. En "The ecology, behavior and management of North American elk". (Ed. por Boyce M. y Hayden-Wing L.). Univ. Wyoming Press. Laramie.
- Fraser D. 1978. Observations on the behavioral development of suckling and early-weaned piglets during the first six weeks after birth. Anim. Behav., 26, 22-30.
- Galat-Luong A. 1981. Quelques observations sur un hippopotame pygmee (Choeropsis liberiensis) en foret de Tai, Cote d'Ivoire. Mammalia, 45, 39-41.

- Garrido J., Amaya J. Kovacs Z. 1981. Territorialidad, comportamiento de una población de guanacos en la Reserva Cabo Dos Bahías. Centro Nacional Patagónico. Contribución N° 41.
- Gauthier-Pilters H. y Daggs A.I. 1981. The camel: its evolution, ecology, behavior and relationship to man. Univ. of Chicago Press. Chicago. 208 pp.
- George W. 1962. Animal geography. Heinemann. London. 142 pp.
- Glade C.A. y Cattán P. 1987. Aspectos conductuales y reproductivos de la vicuña. En "Técnicas para el manejo de la vicuña". (Ed. por Torres H.). IUCN. PNUMA. Santiago. Chile. 139 pp.
- Goldstein R.B. 1978. Geographic variation in the "ho" call of the bobwhite. Auk. 95, 85-94.
- Gomendio M. 1988. The development of different types of play in gazelles: Implications for the nature and functions of play. Anim. Behav., 36, 825-836.
- Gosling L.M. 1969. Parturition and related behavior in Coke's hartebeest Alcelaphus buselaphus cokei Gunther. J. Reprod. Fert. Suppl., 6, 265-286.
- Gosling L.M. 1974. The social behavior of Coke's hartebeest Alcelaphus buselaphus cokei. En "The behavior of ungulates and its relation to management" (Ed. por Geist V. y Walther F.). IUCN. Morges.
- Gosling L.M. 1979. The twenty-four hour activity cycle of captive coypus (Myocastor coypus). J. Zool. Lond., 187, 341-367.
- Gosling L.M. 1986. The evolution of mating strategies in male antelopes. En "Ecological aspects of social evolution. Birds and mammals". (Ed. por Rubenstein D.I. y Wraugham R.W.). Princeton University Press. New Jersey.
- Grafen A. 1984. Natural selection, kin selection and group selection. En "Behavioral ecology. An Evolutionary Approach". (Ed. por Krebs J.A. y Davies N.B.). Oxford. Blackwell.
- Grau G.A. y Walther F.R. 1976. Mountain gazelle agonistic behavior. Anim. Behav., 24, 626-636.
- Greasley W.H. 1973. Protective maternal behavior of hippopotamus. Puku. 7, 2-85.
- Gubernick D.J. 1980. Maternal "imprinting" or maternal "labelling" in goats?. Anim. Behav., 28, 124-129.
- Guinness F.E., Hall M.J. y Cockevill R.A. 1979. Mother-offspring association in red deer. Anim. Behav., 27, 536-544.



- Haldane J.B.S. 1955. Populations genetics. *New Biology*. 18, 34-35.
- Hall F.G., Dill D.B. y Barrow E.S.G. 1936. Comparative physiology in high altitudes. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 8, 301-313.
- Hamilton W.D. 1964. The evolution of social behavior. *J. Theoret. Biol.*, 7, 1-52.
- Hamilton W.D. 1970. Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model. *Nature*. 228, 1218-1220.
- Hedinger H. 1950. Wild animals in captivity. Butterworths. London.
- Heidemann G. 1973. Zur biologie des Damwildes. *Mammalia depicta*. 9, 1-95.
- Hemmer H. 1975. Zur herkunft des alpakas. *Zeitschrift des Kolner Zoo.*, 2, 59-66.
- Hillman 1982. Eland. *Suara*. 5, 24-27.
- Hofmann R. 1973. The ruminant stomach: Stomach structure and feeding habits of East African Game Ruminants. *East Afric. Monog. in Biol.* N°2.
- Hofmann R.K., Otte K. Ch., Ponce C.F. y Rios M.A. 1983. El manejo de la vicuña silvestre. Echborn. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica. GTZ.
- Hofmann R.K. y Otte K. Ch. 1983. Consideraciones sobre el manejo de camélidos silvestres en la Argentina. Informe no publicado 79 pp. Dirección de Ganadería de Catamarca.
- Howard R.D. 1979. Estimating reproductive success in natural populations. *Amer. Nat.*, 114, 221-231.
- Inglis J.M. 1976. Wet season movements of individual wildbeest of the Serengeti migratory herd. *J. of E. Afric. Wild.*, 14, 17-33.
- Ingram J.C. 1977. Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Anim. Behav.*, 25, 811-827.
- Johnson R.P. 1973. Scent marking in mammals. *Anim. Behav.*, 21, 521-535.
- Johnson L.R.W. 1980. Orientation to llama medicine. College of Vet. Med. and Biomedical Sci.
- Johnson R.L. y Southwick C. H. 1984. Structural diversity and mother-infant relationships among Rhesus monkeys in India and Nepal. *Folia Primatol.*, 43, 188-248.

- Jungius H. 1971. The vicuña in Bolivia. The status of an endangered species and recommendations for its conservation. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 36, 129-146.
- Keast A. 1972. Comparison of contemporary mammal faunas of southern continents. pp 433-501. En "Evolution, mammals and southern continents". (Ed. por Keast A., Erk F.C. y Glass B.). State University of New York Press. Albany. 543 pp.
- Kleinman D.V. 1977. Monogamy in mammals: *Quart. Rev. Biol.*, 52(1), 39-63.
- Kleinman D.V. 1981. Correlations among life history characteristics of mammalian species exhibiting two extremes forms of monogamy. pp 332-344. En "Natural selection and social behavior". (Ed. por Alexander R.D. y Tinkle D.W.). Chiron Press, New York, 532 pp.
- Klingel H. 1974. A comparison of the social behavior of the Equidae. En "The behavior of ungulates and its relation to management" (Ed. por Geist V. y Walther F.). IUCN. Morges.
- Klingel H. 1977. Observations on social organization and behavior of African and plain cebras (Equus africanus and E. hemionus). *Z. Tierpsychol.*, 44, 323-331.
- Koford C.B. 1957. The vicuña and the Puna. *Ecological Monographs*. 27, 153-219.
- Krebs J.R. y Davies N.B. 1978. *Behavioral Ecology. An evolutionary approach*. Blackwell. Oxford.
- Krebs J.R. y Davies N.B. 1981. *An introduction to behavioral ecology*. Blackwell. Oxford.
- Krebs J.R. y McCleery. 1984. Optimization in behavioral ecology. En "Behavioral ecology. An evolutionary approach" 2ª edición. (Ed. por Krebs J.R. y Davies N.B.). Blackwell. Oxford.
- Lacher T.E. Jr. 1981. The comparative social behavior of Kerodon rupestris and Galea spixii and the evolution of behavior in the Caviidae. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* N° 17.
- Langman V.A. 1977. Cow-calf relationships in giraffe (Giraffa camelopardis giraffa). *Z. Tierpsychol.*, 43, 264-286.
- Lazarus J. y Englis I.R. 1980. Shared and unshared parental investment. Parent-offspring conflict and brood size. *Anim. Behav.*, 34, 1791-1804.
- Le Boeuf B.J. 1978. Sex and evolution. En "Sex and behavior". (Ed. por McGill T., Dewsbury D. y Sachs B.). Pleni Publishing Corporation.
- Leger D.W., Owings D.H. y Coss R.G. 1983. Behavioral ecology of time allocation in California ground squirrels (Spermophilus

- beecheyi). Microhabitats effects. J. Comp. Psychol., 97, 283-291.
- Lent P.C. 1974. Mother-infant relationships in ungulates. En "The behavior of ungulates and its relation to management". (Ed. por Geist V. y Walther F.). IUCN. Morges.
- Leuthold W. 1977. african ungulates. Springer-Verlag. Berlin. 307 pp.
- Lott D.F. 1984. Intraespecific variation in the social systems of wild vertebrates. Behavior. 88, 266-325.
- Low B.S. 1978. Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals. Am. Nat. 112, 197-213.
- Lynds P.G. 1980. Intermale fighting and predatory behavior in house mice: An analysis of behavioral content. Agressive Behav. 6, 139-147.
- Macnair M.R. y Parker G.A. 1979. Models of parent-offspring conflict. III Intra-brood conflict. Anim. Behav 27, 1202-1209  
IV Supression. Anim. Behav., 27, 1210-1236.
- MacGuire y Novac M. 1984. A comparative of maternal behavior in the meadow vole (Microtus pennsylvanicus), prairie vole (M. ochogaster) and pine vole (M. pinatorum). Anim. Behav., 22, 1134-1141.
- Martin D.J. 1979. Songs of the fox sparrow. II Intra and interpopulations variation. Condor. 87, 173-184.
- Martin P. y Bateson P. 1986. Measuring behavior. An introductory guide. Cambridge University Press. Cambridge.
- Martindale S. 1980. A numerical approach to the analysis of solitary vireo songs. Condor. 82, 199-211.
- Maynard Smith J.M. 1976. Evolution and the theory of games. Am. Sci., 64, 41-45.
- Maynard Smith J.M. y Price G.R. 1973. The logic of animal conflict. Nature. 246, 15-18.
- Mayr E. 1961. Cause and effect in biology. Science. 134, 1501-1506.
- McCullough D.R. 1969. The tule elk: Its history, behavior and ecology. Univ. of California Press. Berkeley.
- Mertl A.S. 1977. Habituation to territorial scent marks in the field by Lemur catta. Behav. Biol., 21, 500-507.
- Miller G.S.Jr. 1924. A second instance of the development of rodent-like incisors in an artiodactyl. Proc. U.S. Natl. Mus., 66, art. 8, 4 pp.

- Miller F.I. 1970. Distribution patterns of black-tailed deer (Odocoileus hemionus columbianus) in relation to environment. J. of Mammal., 51, 248-260.
- Moen A.N. 1973. Wildlife ecology. Freeman. San Francisco. 457 pp.
- Morgan B.J.T., Simpson M.J.A., Hanby J.P. y Hall-craggs J. 1976. Visualizing interaction and sequential data in animal behavior: Theory and application of cluster-analysis methods. Behavior. 56, 1-43.
- Murdock G.K., Stine W.W. y Maple T.L. 1983. Observations of maternal-infant interactions in a captive herd of sable antelope (Hippotragus nige). Zool. Biol., 2, 215-224.
- Nash L.T. 1978. The development of mother-infant relationship in the wild baboon (Papio anubis). Anim. Behav., 26, 746-759.
- Noble G.K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. Auk. 56, 263-273.
- Orians G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Natur., 103, 589-603.
- Otte K.C. y Venero L. 1979. Análisis de la craneometría diferencial entre la vicuña (Vicugna vicugna) y la alpaca (Lama guanicoe pacos). Studies on Neotropical Fauna and Environment. 14, 125-152.
- Owen-Smith N. 1977. On territoriality in ungulates and an evolutionary model. The Quartely Review of Biology. 52 (1), 1-37.
- Ozoaga J.J. 1972. Aggressive behavior of white-tailed deer at winter cuttings. J. Wildl. Mgmt., 26, 861-868.
- Poinndrom P. y Carrick M.J. 1976. Hearing recognition of the lambs by its mother. Anim. Behav., 24, 600-602.
- Parker G.A. y Macnair M.R. 1978. Models of parent-offspring conflict. I Monogamy. Anim. Behav., 26, 97-110.  
II Promiscuity. Anim. Behav., 26, 111-122.
- Parker G.A. Models of Parent-offspring conflict. V Effects of the behavior of the two parents. Anim. Behav., 33, 519-533.
- Parmeggiani P.L. 1977. Interaction between sleep and thermoregulation. Walking Sleeping, 1, 123-132.
- Payne R.B., Budde P. 1979. Song differences and map distances in a population of Acadian flycatchers. Wilson Bull. 91, 29-41.
- Pemberton J.M., Balmford A. 1987. Lekking in fallow deer. J. Zool., 213, 762-765.

- Persen E., Holand O., Leifseth A.B. y Staaland H. 1983. Reindeer grazing on Broggerhalvoya, Svalbord. *Acta Zool. Fennica*. 175, 35-37.
- Pfister J.A., San Martín F., Rosales L., Sisson D.V., Flores E. y Bryant F.C. 1989. Grazing behavior of llamas, alpacas and sheep in the Andes of Perú. *Applied Anim. Behav. Science*. 23, 237-246.
- Pitelka F.A. 1959. Numbers, breeding schedule and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor*. 61, 233-262.
- Pond C.M. 1977. The significance of lactation in the evolution of mammals. *Evolution*. 31, 177-199.
- Pratt D.M. y Anderson V.H. 1979. Giraffe cow-calf relationships and social development of the calf in the Serengeti. *Z. Tierpsychol.*, 51, 233-251.
- Puig S. y Cajal J. 1985. Descripción general y dentición de los camélidos. En "Estado actual de las investigaciones sobre camélidos en la República Argentina" (Ed. por Cajal J. y Amaya J.). Min. de Ed. SECYT. Prog. Nac. de Rec. Naturales Renovables. Bs. As.
- Pujalte J.C y Reca A.R. 1985. Vicuñas y guanacos. Distribución y ambientes. En "Estado actual de las investigaciones sobre camélidos" (Ed. por Cajal J. y Amaya J.) Min. de Ed. SECYT. Prog. Nac. de Rec. Naturales Renovables. Bs. As.
- Rabinovich J.E., Hernandez M.J. y Cajal J. 1985. A simulation model for the management of vicuña populations. *Ecological Modelling*, 30, 275-295.
- Ralls K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: Avian models and unanswered questions. *Amer. Nat.*, 111, 917-938.
- Ralls K., Kranz K. y Lundrigan B. 1986. Mother-young relationships in captive ungulates: Variability and clustering. *Anim. Behav.*, 34, 134-145.
- Ralls K., Lundrigan B. y Kranz K. 1987. Mother-young relations in captive ungulates: Behavioral changes over time. *Ethology*, 75, 1-14.
- Reig O. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamífero de América del Sur. Monografía Natural. Mus. Mun. de Cs. Nat. "Lorenzo Scaglia" N°1. 162 pp.
- Richie W.F. 1970. Regional differences in weight and other measurements of Illinois deer. *Trans. Ill. State Acad. Soc.*, 63, 189-197.
- Roseberry J.L. y Klimstra W.D. 1974. Differential vulnerability

- during a controlled deer harvest. J. Wild. Mgmt., 38, 499-507.
- Rubenstein D.I. 1986. Ecology and sociality in horses and zebras. pp 282-302. En "Ecological aspects of social evolution: Birds and mammals". (Ed. por Rubenstein D.I. y Wraugham R.W.). Princeton Univ. Press. Princeton.
- Ruckebusch Y. 1972. The relevance of drowsiness in the circadian cycle of farm animals. Anim. Behav., 20, 637-643.
- Salathé T. y Boy V. 1987. Territoriality and time budget of breeding coots. Wildfowl. 38, 70-76.
- Schaal A. 1982. Influence de l'environnement sur les composantes du groupe sociale chez le Daim Cervus (Dama) dama L. La terre et la vie. 36, 161-174.
- Schaal A. 1986. Evidence of lek mating behavior in the European fallow deer (Dama dama). C.R. Acad. Sc. Paris. Serie III N° 18.
- Schaal A., Brodbury J.W. 1987. Lek breeding in a deer species. Biol. of Behav., 12, 28-32.
- Schnell G.D. y Woods B.L. 1983. Application of numerical taxonomic techniques in the study of behavior. Numerical Taxonomy. 1, 562-581. Springer-Verlag. New York.
- Selander R.K. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In sexual selection and the descent of man. Ed. B.G. Campbell. Aldine. Chicago.
- Senft L.G., Rittenhouse L.R. y Woodmaussee R.G. 1982. The use of regression models to predict spatial patterns of cattle behavior. J. of Range Mgmt., 35, 332-338.
- Sharpe R.M. 1975. The influence of the sex of litter mates on subsequent maternal behavior in Rattus norvegicus Anim. Behav., 23,
- Simpson M.J.A., Simpson A.E., y Howe S. 1986. Changes in the Rhesus mother-infant relationship through the first four months of life. Anim. Behav., 36, 1528-1539.
- Slobodchikoff C.N. y Shields W.M. 1988. Ecological trade-offs and social behavior. En "The ecology of social behavior". (Ed. por Slobodchikoff C.N.). Academic Press. California.
- Smith P.K. 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. Behav. Brain. Scie., 5, 139-184.
- Sowls L.K. 1974. Social behavior of the collared peccary Dicotyles tajacu. En "The behavior of ungulates and its relation to management". (Ed. por Geist V. y Walther F.). IUCN. Publ. Series N°24.

- Spence I. 1979. Multidimensional scaling. En "Quantitative ethology". (Ed. por Colgan R.W.). Wiley & sons. New York.
- Spinage C.A. 1982. A territorial antelope: The uganda waterbuck. Academic Press. London.
- Squires V.R. 1971. Temporal patterns of activity in a small flock of Merino sheep as determined by an automatic recording technique. Anim. Behav., 19, 657-660.
- Staines B.W. y Crisp J.M. 1978. Observations on food quality in Scottish red deer as determined by chemical analysis of rumen contents. J. Zool. Lond., 185, 253-277.
- Staines B.W., Crisp J.M. y Parish T. 1982. Differences in the quality of food eaten by red deer stags and hinds in winter. J. Appl. Ecol., 19, 65-77.
- Stephens D.B. y Linzell J.L. 1974. The development of sucking behavior in the newborn goat. Anim. Behav., 22, 628-633.
- Stobbs T.H. 1970. Automatic measurement of grazing time by dairy cows on tropical grass and legume pastures. Trop. Grassl., 4, 237-244.
- Terborgh J. 1983. Five new world primates. A study in comparative ecology: Princeton Univ. Press. Princeton. NY.
- Terwilliger V.J. 1978. Natural history of Baird's tarir on Barro Colorado island. Panamá, Canal Zone. Biotropica. 10, 211-230.
- Thouless C.R. y Guinness F.C. 1986. Conflict between red deer hinds: The winner always wins. Anim. Behav., 34, 1166-1171.
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En "Sexual selection and the descent of man" (Ed. por Campbell B.G.). Aldine. Chicago.
- Trivers R.L. 1974. Parent-offspring conflict. Amer. Zool., 14, 249-264.
- Trivers R.L. 1985. Social evolution. Benjamin/Cummings. Menlo Park.
- Troisi A., D'Amato F.R., Fucillo R. y Scucchi S. 1982. Diurnal pattern of allogrooming in a group of Japanese macaques (Macaca fuscata fuscata Blyth). Montore Zool., 16, 149-160.
- Troisi A. y Schino G. 1986. Diurnal and climatic influences on allogrooming behavior in a captive group of Java monkeys. Anim. Behav., 34, 1420-1426.
- Tschudi J.J. 1847. Travel in Perú, during the years 1838-1842. Transl. T. Ross. London.

- Ueckerman E. y Hansen P. 1968. Das Damwild. Parey. Berlín.
- Vince M.A. 1984. Teat seeking of presuckling behavior in newly-born lambs: Possible effects of maternal skin temperature. Anim. Behav., 32, 249-254.
- Vilá B. y Cassini M. 1990. Agresividad entre hembras y separación madre-cría en el Lobo Marino del Sur. Revista Chilena de Hist. Nat, (en prensa).
- Walther F.R. 1973. Round-the clock activity of Thomson's gazelle (Gazella thomsoni Gunther 1884) in the Serengeti National Park. Z. Tierpsychol., 32, 75-105.
- Walther F.R. 1977. Sex and activity dependency of distances between Thomson's gazelles (Gazella thomsoni Gunther 1884). Anim. Behav., 25, 713-719.
- Waring A. y Peper T (1979). Parental behavior in the mongolian gerbil (Meriones unguiculatus). I Retrieval. Anim. Behav., 27, 1091-1097. II Parental interactions. Anim. Behav., 28, 331-340.
- Waser P.M. 1988. Resources, philopatry and social interactions among mammals. En "The ecology of social behavior" (Ed. por Slobodchikoff C.N.). Academic Press. California.
- Webb S.D. 1965. The osteology of Camelops. Bulletin of Los Angeles C. Mus., 1, 1-54.
- Webb S.D. 1972. Locomotor evolution in camels. Forma et functio. 5, 99-112.
- Whitworthz M. 1984. Maternal care and behavioral development in pikas Ochona princeps. Anim. Behav., 32, 743-752.
- Williams G.L. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Wilson E.O. 1975. Sociobiology. Belknap Press. Cambridge.
- Wilson P y Franklin W.L. 1985. Male group dynamics and inter-male aggression of guanacos in Southern Chile. Z. Tierpsychol., 69, 305-328.
- Wittenberger J. F. 1981. Animal social behavior. Duxbury Press. Boston.
- Wolf L.L. y Hainsworth F.R. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. Ecol., 52, 980-988.
- Wyne-Edwards V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Oliver & Boyd. Edinburg.
- Ydenberg R.C., Giraldeau L.A. y Falls J.B. 1988. Neighbours, strangers and the asymmetric war of attrition. Anim. Behav., 36, 343-347.



Young J.Z. 1980. La vida de los vertebrados. Omega. Barcelona.